
UNIVERSITY
OF CALIFORNIA
BIOLOGY
LIBRARY
G


UNIVERSITY
OF CALIFORNIA
No

ERGEBNISSE

DER

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON

K. VON BARDELEBEN, JENA; D. BARFURTH, DORPAT; G. BORN, BRESLAU; TH. BOVERI, MÜNCHEN; J. DISSE, GÖTTINGEN; C. EBERTH, HALLE A S.; W. FLEMMING, KIEL; A. FRORIEP, TÜBINGEN; C. GOLGI, PADUA; F. HERMANN, ERLANGEN; F. HOCHSTETTER, WIEN; J. RÜCKERT, MÜNCHEN; PH. STÖHR, ZÜRICH; H. STRAHL, MARBURG; H. STRASSER, BERN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND R. BONNET.

SEPARAT-ABDRUCK.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1892.

Anatomische Hefte.

Referate und Beiträge
zur
Anatomie und Entwickelungsgeschichte.

Unter Mitwirkung von Fachgenossen

herausgegeben von

Fr. Merkel und **R. Bonnet**

o. ö. Professor der Anatomie in Göttingen. — o. ö. Professor der Anatomie in Giessen.

Heft I enthält: J. Disse, Untersuchungen über die Lage der menschlichen Harnblase und ihre Veränderung im Laufe des Wachsthums. Mit zehn Tafeln, 3 Skizzen im Text und 2 Curventafeln. — Fr. Merkel, Ueber die Halsfascie. Mit 5 Abbildungen. — *Preis M. 12.60.*

Heft II enthält: H. Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta. V. Mit 19 Abbildungen auf 8 Doppeltafeln. — F. W. Lüsebrink, Die erste Entwickelung der Zotten in der Hunde-Placenta. — Mit 8 Abbildungen. — H. Junglöw, Ueber einige Entwickelungsvorgänge bei Reptilien-Embryonen. Mit 6 Abbildungen. — K. v. Kostanecki, Ueber Centralspindel-Körperchen bei Karyokinetischer Zelltheilung. Mit 4 Abbildungen. — *Preis M. 11.40.*

Heft III enthält: Fr. Merkel, Jacobson'sches Organ und Papilla Palatina beim Menschen. Mit 7 Abbildungen. — R. Bonnet, Ueber Hypoteichosis congenita universalis. Mit 11 Abbildungen auf Tafel XXII und XXIII und 1 Textabbildung. — Fr. Merkel und Andrew W. Orr, Das Auge des Neugeborenen an einem schematischen Durchschnitt erläutert. Mit 3 Abbildungen auf Tafel XXIV. — K. v. Kostanecki, Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung. — K. v. Kostanecki, Ueber Kerntheilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen an der embryonalen Säugethierleber. Mit 1 Tafel. — F. Siebenmann, Die Metall-Korosion Semper'scher Trockenpräparate des Ohres. — Ferdinand Frobeen, Zur Entwickelung der Vogelleber. — *Preis M. 12.*

Heft IV enthält: Wilhelm Grosskopf, Die Markstreifen in der Netzhaut des Kaninchens und des Hasen. Mit 10 Abbildungen auf Tafel I/II. — Franz Vay, Zur Segmentation von Tropidonotus Natrix. Mit 2 Abbildungen auf Tafel III. — Hermann Stieda, Die Anomalien der menschlichen Hinterhauptsschuppe. Mit 10 Abbildungen auf Tafel IV/V, VI/VII. — Anton Smiechowski, Die Bedeutung der Megasphären in der Keimscheibe des Hühnchens. Mit 8 Figuren auf Tafel VIII. — R. Zander und H. Stieda, Persistenz des Urnierentheiles der linken Kardinalvene beim erwachsenen Menschen. Mit 1 Abbildung auf Tafel IX. *Preis M. 12.60.*

Herrn Oberarzt Dr. Kurr
z. f. E.
d. Verf.

II.

Befruchtung.

Mit 15 Figuren im Text.

Von

Th. Boveri, München.

Separat-Abdruck aus: Anatomische Hefte, II. Abteilung, „Ergebnisse“ 1891.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Litteratur bis 1890 incl.

1. Agassiz and Whitman, The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic etages of development. Part first. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College XIV. 1889.
2. L. Auerhach, Organologische Studien. Breslau, 1874.
3. E. van Beneden, Recherches enr la composition et la signification de l'oeuf. Mém. cour. de l'Ac. roy. d. S. de Belgique, 1870.
4. E. van Beneden, La maturation de l'oenf, la fécondation et les premières phases dn développement embryonnaire des mammifères d'aprés des recherches faites chez le lapin. Bnll. Ac. roy. de Belgique, 1875.
5. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.
6. E. van Beneden et Julin, La spermatogénèse chez l'Askaride megalocéphale. Bull. Ac. roy. de Belgique, 1884.
7. E. van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Aacaride mégalocephale. Bull. Ac. roy. de Belgique, 1887.
8. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Biolog. Centralblatt, Bd. VII, No. 4, 1887.
9. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12, 1887.
10. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei nnbefruchtet sich entwickelnden Insekteneiern. Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. IV, H. 2, 1888.
11. F. Blochmann, Über die Zahl der Richtungskörper bei hefruchteten und unhefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. 1889.
12. A. Boehm, Üher Reifung und Befruchtung dee Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32, 1888.
13. Born, Biologische Untersnchungen. I. und II. Arch. f. mikr. Anat. 24 und 27.

14. Born, Über die inneren Vergänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1884.
15. Th. Boveri, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. II, 1886.
16. Th. Boveri, Über die Befruchtung der Eier von Ascaris meg. L. c. Bd. III, 1887.
16a. Th. Boveri, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris meg. Anat. Anz. 1887.
17. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Jena 1887.
18. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoen an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, H. 3, 1887.
19. Th. Boveri, Über partielle Befruchtung, l. c. Bd. IV, H. 2, 1888.
20. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft II. Jena 1888.
21. Th. Boveri, Ein geschlechtlich erzengter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München. Bd. V, 1889.
22. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft III. Jena 1890.
23. O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Novn acta acad. Car. Leopold, XXXVI, 1873.
24. O. Bütschli, Vorläufige Mitteilungen über Untersuchungen, betreffend die ersten Entwickelungsvergänge im befruchteten Ei ven Nematoden und Schnecken. Zeitschr. wiss. Zool. XXV, 1875.
25. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvergänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. der Senckenb. Naturforscher-Ges. X, 1876.
26. O. Bütschli, Gedanken über die morphelogische Bedentung der sogen. Richtungskörperchen. Bielog. Centralbl. IV, 1885.
27. E. Calberla, Der Befruchtungsvergang beim Ei von Petromyzon Planeri. Leipzig 1877.
28. J. B. Carnoy, La vésicule germinative et les glebules polaires de l'Ascaris megalecephala. La Cellule, Tom II, f. 1.
29. J. B. Carney, La segmentatien de l'oeuf chez les Némstodes. La Cellule, Tom III, f. 1.
30. C. Düsing, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses. Jena 1884.
31. C. J. Eberth, Die Befruchtung des tierischen Eies nach Untersuchungen am Echinidenei. Fortschr. d. Med., Nr. 14, 1884
32. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, II. Arch. für mikr. Anat. Bd. XIX, 1880.
33. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, III. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1881.
34. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.
35. W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXIX, 1887.
36. W. Flemming, Woitere Beebachtungen über die Entwickelnng der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI, 1888.
37. H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. d. l. Soc. d. phys. et d'hist. nat. de Genève, XXVI, 1879.
38. H. Fol, Arch. des Sc. phys. et nat. Genève 1883 (dem Referenten nieht zugänglich).
39. A. Giard, L'oeuf et les débuts de l'évolution. Bull. scientifique du Nord et de la Belgique, VIII, 1876.
40. A. Giard, Sur la significatien merphelegique des glebules pelaires. Revue scientifique XX, 1877.
41. A. Giard, Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les infusoires ciliés. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, XXII, 1890.

42. L. Guignard, Sur la formation et la différenciation des éléments sexuels qui interviennent dans la fécondation. Compt. rend. hebd. Soc. d. Biologie, CX, 1890. S. auch: Journal de micrographie, XIV, 1890 und Compt. rend. Acad Sc. CX, 1890.
43. V. Haecker, Über die Reifungsvorgänge bei Cyclops. Zoolog. Anz., No. 346, 1890.
44. B. Hatschek, Über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanznng. Prager Med. Wochenschrift, 1887.
45. H. Henking, Über Rednktionsteilung der Chromosomen in den Samenzellen von Insekten. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., VII, 1890.
46. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwickelnngsvorgänge in den Eiern der Insekten, I. Zeitschr. f. wiss. Zool., 50, 1890.
47. V. Hensen, Physiologie der Zeugung. Hermann's Physiologie, Bd. VI, 1881.
48. V. Hensen, Die Grundlagen der Vererhung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirthschaftl. Jahrbuch 1885.
49. F. Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv für mikrosk. Anat. XXXIV, 1889.
50. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tieriechen Eies, I, Morph. Jahrb., I, 1875.
51. O. Hertwig, Beiträge etc., II, Morph. Jahrb., III, 1877.
52. O. Hertwig, Beiträge etc., III, Morph. Jahrb. IV, 1878.
53. O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererhnng. Jena. 1884.
54. O. Hertwig, Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
55. O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grnndlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890.
56. O. und R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einflnes äusserer Agentien. Jena 1887.
57. R. Hertwig, Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München, IV, 1888.
58. R. Hertwig, Über Kernstruktnr und ihre Bedeutnng für Zellteilnng und Befruchtnng, l. c. IV, 1888.
59. R. Hertwig, Über die Konjngation der Infusorien. Abh. der bayr. Akad. d. Wiss., II. Cl., XVII, 1889.
60. E. Heuser, Beobachtung über Zellteilung. Botanisches Centralblatt, 1884.
61. M. Holl, Über die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 1890.
62. Keber, Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei, 1853.
63. A. von Kölliker, Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere. Berlin 1841.
64. A. von Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererhung. Zeitschr. f. wiss. Zool., 42, 1885.
65. A. von Kölliker, Das Karyoplasma und die Vererhung, eine Kritik der Weismann'schen Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas. Zeitschr. für wissensch. Zool., 43. 1886.
66. E. Korschelt, Die Gattung Dinophilns und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismns. Zoolog. Jahrb., Bd. II, 1887.
67. C. Kupffer und B. Benecke, Der Vorgang der Befruchtnng am Ei der Neunangen. Königsberg, 1878.
68. C. Kupffer, Aktive Beteiligung des Dotters am Befruchtnngsakte. Sitz.-Ber. der math.-phys. Klasse der k. bayr. Akad. der Wiss., 1882.
69. A. Lameere, A propos de la maturation de l'oeuf parthénogénétique. Bruxelles, 1890.
70. A. Lameere, Recherches sur la réduction karyogamique. Bruxelles, 1890.

71. v. La Valette St. George, Über die Geneso der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., III, 1867.
72. v. La Valotto St. George, Die Spermatogenese bei den Amphibion. Arch. f. mikr. Aant., XII, 1875.
73. v. La Valette St. George, Spermatologische Beiträgo, I—V, Arch. f. mikr. Anat., XXV, XXVII, XXVIII u. XXX, 1885—87.
74. v. La Valette St. George, Zellteilung und Samenbildung bei Furficula auricularia. Festschrift für Kölliker, Leipzig, 1887.
75. Löwenthal, Befruchtung, Reifung und Teilung des Eies von Oxyuris ambigua. Intern. Wochenschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 7, 1890.
76. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Cambridge Mass., VI, 1881.
77. Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. de Zool. Exp. 2me série, Bd. VII, 1889.
78. C. S. Minot, Theorie der Gonoblasten. Biolog. Centralbl. II, No. 12, 1887. S. auch: Proceedings Boston Soc. Nat. Hist. XIX, 1877.
79. C. von Naegeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig, 1884.
80. M. Nussbaum, Zur Differenzicruag des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., XVIII, 1880.
81. M. Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie, I, Arch. f. mikr. Anat., XXVI, 1886.
82. M. Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat, XXIII, 1884.
83. G. Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., III, 1886.
84. G. Platnor, Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII, 1886.
85. G. Platner, Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl., VIII, 1889.
86. G. Platner, Die erste Entwickeluug befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biolog. Centralbl., VIII, 1889.
87. G. Platnor, Beiträgo zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen, I—VI, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.
88. C. Rabl, Über Zellteilung. Morph. Jahrb., X, 1885.
89. G. Rein, Beiträge zur Kenntnis der Reifungserscheinungen und Befruchtuagsvorgänge am Säugetierei. Arch. f. mikr. Anat, XXII, 1883.
90. W. Roux, Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig, 1883.
91. J. Rückert, Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anatom. Anzeiger., IV, 1889.
92. O. Schulze, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibien-Eies, I, Zeitschr. f. wiss. Zool., 45, 1887.
93. F. Schweigger-Seidel, Über die Samenkörperchen und ihre Entwickeluag. Arch. f. mikr. Anat., I, 1865.
94. E. Selenka, Zoologische Studien, I, Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig, 1878.
95. E. Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. III. Aufl. 1880.
96. E. Strasburger, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena, 1888.
97. E. Strasburgor, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, 1884.
98. Trincheso, I primi momenti dell' evoluzione nei molluschi. Roma 1880.

99. F. Vejdovsky, Entwickeluugsgeschichtliche Uutersuchungen, Heft I, Reifung, Befrnchtung und Furchung des Rhynchelmis-Eies. Prag, 1888.
100. H. de Vries, Intracelluläre Paugenesis. Jena, 1889.
101. W. Wuldeyer, Über Karyokiuese und ihre Beziohungeu zu den Befruchtungsvorgängeu. Arch. f. mikr. Anat., XXXII., 1888.
102. K. Weigert, Neue Vererbungstheorien. Schmidt's Jabrb. d. ges. Med., Bd. 215, 1887.
103. A. Weismann, Über Vererbung. Jena, 1883.
104. A. Weismann, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena, 1885.
105. A. Weismann, Die Bedoutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektioustheoric. Jeua, 1886.
106. A. Weismaun, Richtungskörper bei parthenogeuctischen Eiern. Zool. Auzeiger, No. 233, 1886.
107. A. Weismauu, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedentnng für die Vererbnng. Jeua, 1887.
108. A. Weismanu, Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen. Biolog. Centralblatt, Bd. X, 1890.
109. Weismann und Ischikawa. Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern, I. Ber. d. Natnrf.-Ges. zu Freiburg i. B., III, 1887.
110. Weismaun nud Ischikawa, Weitere Untersuchungen zum Zahleugcsetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb., Abt. f. Auat. u. Outog., Bd. III.

Litteratur von 1891.

111. L. Anerbach, Über einen sexuelleu Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzeu uebst Bemerkungen zum Bau der Eier nnd Ovarien niederer Wirbeltiere. Sitz.-Ber. d. K. Pr. Ak. d. Wiss., Berlin, 35, 1891, S. auch: Berliuer. klin. Wochenschrift, Jahrg. 28, 1891.
112. E. Ballowitz, Weitere Beobachtungeu über deu feiuereu Bau der Säugetierspermatozoën. Zeitschr. f. wiss. Zool., 52, 1891.
113. E. Ballowitz, Die innere Zusammeusetzuug des Spermatozoënkopfes der Säugetiere. Centralbl. f. Phys., V, 1891.
114. K. v. Bardelebeu, Über deu feiueren Ban der meuschlicheu Spermatozoën. Verb. d. anatom. Ges. zu München, 1891.
115. H. Blanc, Note préliminaire sur la maturation et la fécoudation de l'oeuf de la Truite. Bull. d. l. Soc. Vaudoise d. Sc. Nat. Lausaune, XXVII, 1891.
116. A. Boehm, Die Befruchtuug des Forelleneies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. iu Müncheu, VII, 1891.
117. W. Flemmiug, Neue Beiträge znr Kenntnis der Zelle, II. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.
118. H. Fol, Le quadrille des centres, uu épisode nouveau daus l'histoire de la fécondation. Arch. d. Sc. phys. et uat. Genève, XXV, 1891; anch: Auat. Anz., VI, No. 9 nnd 10, 1891.
119. L. Gnignard, Sur l'existence des „sphères attractives" dans les cellules végétales. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, 9. Mars. 1891.
120. L. Gnignard, Snr la nature morphologique dn phéuomène de la fécondation. Compt. rend. hebd. d. l. Soc. de Biologie, série IX, tom. III, 1891.
121. V. Häcker, Die Richtungskörperbildung bei Cyclops und Canthocamptus. Ber. d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B., VI, 1891.
122. H. Henking, Untersnchnngeu über die ersteu Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Zeitschr. f. wiss. Zool., 51, 1891.
123. H. Henking. Über plasmatische Strahlungen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1891.

124. M. Holl, Über die menschliche Eizelle. Anat. Anz., VI, 1891.
125. C. Ischikawa, Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. Zool. Anz. No. 353, 1891.
126. M. Maupas, Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Compt. rend. Acad. d. Sciences. Paris, 1891.
127. F. Meves, Über amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders und Verhalten der Attraktionsphäre bei derselben. Anat. Anz., VI, 1891.
128. A. Oppel, Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz., VI, 1891.
129. C. Pictet, Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mitt. a. d. zoolog. Station zu Neapel, X, 1891.
130. O. vom Rath, Über die Reduktion der chromatischen Elemente in der Samenbildung von Gryllotalpa vulg. Ber. d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B., VI, 1891.
131. O. vom Rath, Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zoolog. Anz. No. 373—75, 1891.
132. J. Rückert, Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz., VI, 1891.
133. J. Rückert, Über die Befruchtung bei Elasmobranchiern. Verh. d. anat. Ges. zu München, 1891.
134. F. Vejdovsky, Bemerkungen zur Mitteilung H. Fol's: „Contribution à l'histoire de la fécondation". Anat. Anz., VI, 1891.
135. A. Weismann, Amphimixie oder die Vermischung der Individuen. Jena, 1891.
136. K. W. Zimmermann, Über den Kernteilungsvorgang bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. d. anatom. Ges. zu München, 1891.

Dem strengen Sinn des Begriffes „Befruchtung" würde es entsprechen, in diesem Abschnitt nur die Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Zeugungsstoffe zu betrachten, und das Produkt dieser Vereinigung, die erste Embryonalzelle, soweit zu verfolgen, bis sie in allen ihren Bestandteilen den Zustand einer typischen zur Teilung bereiten Zelle erreicht hat. Alle weiteren Entwickelungsprozesse gehören, soweit sie das „Morphologische" betreffen, in die folgenden Kapitel (Furchung, Keimblätter etc.), soweit sie vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet werden, in den Abschnitt „Entwickelungsmechanik".

Es ist jedoch ohne Weiteres einleuchtend, dass eine gedeihliche Behandlung der Befruchtungslehre mit der blossen Berücksichtigung jener oben erwähnten Vorgänge nicht auskommen kann. Das Verständnis der Befruchtungserscheinungen setzt Vertrautheit mit dem Bau der Zeugungszellen voraus, und diese ihrerseits hat wieder die Kenntnis der Entwickelung dieser Zellen zur Vorbedingung. So ist also auch die Ovo- und Spermatogenese in ihren Hauptzügen hier zur Sprache zu bringen, und zwar wird nicht allein die Entwickelung der Eier und Spermatozoën aus den Urgeschlechtszellen zu betrachten, sondern auch die Bildung dieser selbst, soweit sie in der Ontogenese zurückverfolgt werden können, in ihrem Gegensatz zu den somatischen Zellen (Gewebezellen) aufzuklären sein. Mit kurzen Worten: das Referat über Befruchtung wird eine Übersicht über den ganzen Entwickelungscyclus der Sexualzellen vom befruch-

teten Ei bis zu den reifen Geschlechtszellen (Eiern und Spermatozoën) zu liefern und alle spezifischen Vorgänge und Erscheinungen, welche hierbei nachweisbar sind, zu registrieren haben.

Ist damit im Grossen und Ganzen der Umfang des im Nachstehenden zu besprechenden Stoffes charakterisiert, so wird es nicht überflüssig sein, einleitend noch eines gewissen Gegensatzes zu gedenken, welcher in der Behandlung des Stoffes das Kapitel „Befruchtung" von den nachfolgenden Kapiteln unterscheiden wird. Der Gegenstand der letzteren: die eigentliche Entwickelungsgeschichte oder Ontogenese der Organismen, ist eine rein morphologische Wissenschaft. Sie betrachtet den Organismus als geschichtliches Wesen, ihre Methode ist die Vergleichung, und ihr letztes Ziel besteht darin, mit Hilfe der vergleichenden Anatomie in dem Formenwandel des Embryo den Weg aufzudecken, auf dem sich der gegenwärtige fertige Zustand eines Organismus im Laufe der Erdgeschichte aus niederen Zuständen entwickelt hat. In den vorliegenden Aufsätzen beschränkt sich diese Aufgabe überdies nur auf einen kleinen Kreis von Organismen, auf die Wirbeltiere und speziell den Menschen.

Anders ist es mit der Befruchtungslehre. Zwar bietet auch sie einer geschichtlichen Betrachtungsweise eine dankbare Aufgabe dar, indem es ja für unsere Einsicht in die Bedeutung der Zeugungsvorgänge im höchsten Grade förderlich sein muss, die allmähliche Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung von den ersten Anfängen an kennen zu lernen. Allein wir wissen heutzutage, dass der ganze Weg von den einfachsten Zuständen der Individuen-Mischung bis zur vollen Ausbildung der geschlechtlichen Fortpflanzung schon im Kreis der einzelligen Organismen durchlaufen wird. Schon in der Gruppe dieser primitivsten Lebewesen — bei den Kolonien-bildenden Geisselinfusorien (Flagellaten) — finden wir im Prinzip alles das vor, was für die geschlechtliche Fortpflanzung der höchsten Organismen charakteristisch ist, so dass also das ganze unermessliche Reich der vielzelligen Tiere und in ganz gleicher Weise auch das der vielzelligen Pflanzen bei aller Mannigfaltigkeit sekundärer Zeugungseinrichtungen von einer fundamentalen Gleichartigkeit beherrscht wird. Können uns sonach die Wirbeltiere für die Erkenntnis der Befruchtung nichts Spezifisches bieten, so werden wir auch keine Veranlassung haben, sie in diesem Kapitel in den Vordergrund zu stellen oder gar zum ausschliesslichen Gegenstand unserer Betrachtung zu machen. Vielmehr nehmen wir das Gute, wo wir es finden, und halten uns also vorzüglich an solche Fälle, wo günstigste Untersuchungsbedingungen und

intensivstes Studium sich vereinigt haben, um die tiefste Einsicht in die feinsten Vorgänge der Zeugung zu ermöglichen.

Aber noch in einer zweiten Hinsicht wird sich in der Behandlung unseres Stoffes ein Gegensatz zu den folgenden Kapiteln ausprägen müssen. Denn wenn wir auch die allmähliche Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung — also die phylogenetische Betrachtungsweise — nicht vernachlässigen dürfen, so wird das Hauptgewicht doch nach einer anderen Seite ziehen, nämlich nach der physiologischen. Was an den Befruchtungserscheinungen unser besonderes Interesse erweckt, das sind nicht die Erscheinungen als solche und es ist auch nicht in erster Linie die Ausbildung der komplizierten Fortpflanzungs-Formen aus den einfachen. Sondern wir wollen wissen, was die Vorgänge, die wir irgendwo verwirklicht finden, zu bedeuten haben, wir suchen die Kräfte festzustellen, die bei dem geheimnisvollen Befruchtungsakt eine Rolle spielen, wir wollen eine Vorstellung davon gewinnen, wie die Eigenschaften der Eltern auf das Kind übertragen werden, wir suchen eine Antwort auf die Frage, was die Natur denn überhaupt damit bezweckt, dass sie die Entstehung eines neuen Organismus so durchgreifend an das Zusammenwirken zweier Individuen im Zeugungsakt geknüpft hat. Diese Fragen aber sind rein physiologische.

Man könnte vielleicht einwenden, dass von diesem Standpunkt aus besehen, die Befruchtungslehre nicht in die „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte“, sondern in etwaige „Ergebnisse der Physiologie“ gehöre. Allein dagegen darf bemerkt werden, dass die cellulare Zeugungslehre, wie ja die Zellenlehre überhaupt, sich noch in jenem kindlichen und in gewissem Sinn glücklichen Zustand befindet, wo Morphologie (Anatomie) und Physiologie untrennbar Hand in Hand gehen. Die Scheidung, die sich für die Betrachtung des Gesamtorganismus speziell beim Menschen ausgebildet hat, in reine Anatomie und reine Physiologie, sie besteht für die Erforschung des Baues und der Lebenserscheinungen der Zellen — und die Befruchtungsvorgänge bilden ja davon einen Teil — noch kaum. Vielmehr dürfen wir den gegenwärtigen wissenschaftlichen Standpunkt der Zellenlehre mit jenem Stadium in der Erforschung des Gesamtorganismus vergleichen, wo es galt, sich über die einfachsten Grundverrichtungen und Funktionen der Organe klar zu werden; jenem Zustand wo sich für Experimente, — die Methode der heutigen Physiologie — noch wenige Handhaben boten, hingegen aus der einfachen Beobachtung des Baues und der Lebensverrichtungen unmittelbar physiologische Einsicht floss und die wesentlichsten Grundgesetze der Physiologie festgestellt

wurden, ohne dass es noch eine Wissenschaft dieses Namens im heutigen experimentalen Sinne gab.

Ähnlich verhält es sich gegenwärtig mit der Befruchtungslehre. Fast der alleinige Forschungsweg ist die Beobachtung sei es der Vorgänge im lebenden Zustand, sei es einer Serie in aufeinanderfolgenden Zeitpunkten durch Reagentien fixierter Stadien. Nur in vereinzelten Fällen war es bisher möglich, nach gründlicher Kenntnis der normalen Vorgänge auch die experimentelle Methode mit Erfolg zur Anwendung zu bringen. Auch die auf diesem Weg erreichten Resultate werden in unseren Betrachtungen Berücksichtigung zu finden haben.

Für das Verständnis der Jahreslitteratur ist es unerlässlich, in diesem erstmaligen Referat zugleich die Hauptergebnisse früherer Forschungen darzulegen. Ich betone, dass hierbei keineswegs eine *Geschichte* unseres Gegenstandes beabsichtigt ist. Die Gesichtspunkte, von denen ich mich bei dem Zurückgreifen auf die ältere Litteratur leiten lasse, sind vor allem die, dass ich eine möglichst einheitliche und übersichtliche Darstellung aller derjenigen Fragen, welche ich für die hauptsächlichsten halte, liefern möchte. Alles andere soll nur insoweit berücksichtigt werden, als es durch die Litteratur des Jahres 1891 geboten erscheint. Gar manche jetzt unwichtig erscheinende Angaben können sich vielleicht durch weitere Forschungen als bedeutungsvoll herausstellen und werden erst später zu ihrem Recht kommen.

Der Beginn der modernen Ära in der Zeugungslehre lässt sich ziemlich genau datieren; er fällt in die Mitte der siebziger Jahre. Damals hatten sich allmählich alle Bedingungen erfüllt, welche für ein tieferes Eindringen in das Befruchtungsproblem notwendig waren: Die Entwickelung einer grossen Zahl von Organismen war aufgeklärt und besonders der Verlauf der ersten Entwickelungsprozesse festgestellt worden; Ei und Spermatozoon waren als *Zellen*, wenn auch nicht ohne Widerspruch anerkannt; die *Mikroskope* hatten eine bereits hohe Vollkommenheit erreicht, welche eine tiefgehende Analyse der organischen Elementarteile gestattete, und, last not least, es war eine *mikroskopische Technik* entstanden, die den Forscher in den Stand setzte, Zellbestandteile zu differenzieren und deutlich zu machen, welche bis dahin aller Beobachtung entgehen mussten.

Merkwürdigerweise scheint jedoch gerade damals die Hoffnung auf ein tieferes Vordringen in die Geheimnisse der Zeugungsvorgänge keine besonders grosse gewesen zu sein. Auf die kühnen Spekulationen der Naturphilosophen zu Anfang dieses Jahrhunderts war eine auf allen Gebieten der Biologie zu verspürende Reaktion eingetreten, welche, auf die

genaue Feststellung des Thatsächlichen ausgehend, die stolzen Lehr-Gebäude jener früheren Schule leicht als Luftschlösser erweisen konnte, dabei aber, wenigstens in Bezug auf das Befruchtungsproblem, sehr bald an einer scheinbar unverrückbaren Grenze angelangt war, über die hinaus die Beobachtung nicht zu dringen vermochte. So konnten hervorragende Denker, wie Johannes Müller (Handbuch der Physiologie 1837) auf Grund der Entwickelungs- und Vererbungserscheinungen zwar im allgemeinen die Bedingungen angeben, welche bei der Befruchtung verwirklicht sein müssten. Allein zu diesen fast noch heute giltigen theoretischen Ausführungen etwas sozusagen Greifbares in den Vorgängen der Zeugung aufzufinden, gelang nicht. Und nachdem es trotz mancherlei Errungenschaften fast 40 Jahre lang so geblieben war (vergl. J. Sachs, Geschichte der Botanik 1875), begreift es sich, dass das Interesse für unseren Gegenstand immer mehr abnehmen konnte, umsomehr, als gleichzeitig die neue Darwin'sche Lehre alle Geister an sich zog.

Noch in zwei, Mitte der siebziger Jahre erschienenen Werken, welche sich mit den ersten Entwickelungsvorgängen der befruchteten Eizelle beschäftigen, scheint mir die Nachwirkung der damals allgemeinen Resignation gegenüber dem Befruchtungsproblem fühlbar zu sein. Ich meine die ausgezeichneten Organologischen Studien von Auerbach (1874, 2) und die hervorragenden Untersuchungen Bütschli's (: 1873—1875, 23, 24), welche dann in die klassischen „Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien" (1876, 25) zusammengefasst worden sind.

In diesen Arbeiten sind fast alle die Vorgänge, auf welche dann O. Hertwig seine Befruchtungstheorie gründete, schon beschrieben; allein es gelang den beiden bewährten Forschern nicht, den wahren Zusammenhang der Dinge zu ergründen. Und so lehren gerade diese so vorzüglichen Untersuchungen, wie wenig man zu jener Zeit auf das, was sich alsbald als das eigentliche Wesen des Befruchtungsvorganges herausstellen sollte, vorbereitet war.

Hierüber mit einem Schlage ein helles Licht verbreitet zu haben, ist das unbestrittene Verdienst Oskar Hertwig's (1875, 50), dessen Namen daher stets als der des Begründers der modernen Zeugungslehre zu feiern sein wird. Bis dahin hatte man zur Untersuchung der Befruchtungsvorgänge meist relativ ungünstige Objekte benutzt. teils grosse, undurchsichtige Eier, wie die der Frösche, teils solche, die im Mutterleib befruchtet werden und demgemäss eine Beobachtung des Befruchtungsaktes fast ausschlossen. O. Hertwig wählte zu seinen ersten Untersuchungen die Eier eines Seeigels (Toxopneustes lividus) und fand an denselben ein Material, an

welchem so viele günstige Umstände zusammentreffen, dass dasselbe, wenigstens für die Beobachtung im lebenden Zustand auch heute noch von keinem andern bekannten Objekt übertroffen wird. Der eine Vorteil ist der, dass die Befruchtung im Wasser erfolgt und überdies eine künstliche Befruchtung möglich ist, indem man die Zeugungsstoffe einfach durch Aufschneiden der geschlechtsreifen Tiere getrennt gewinnen und im Wasser mischen kann. Weiterhin aber sind die Eier so klein, dass sie der Beobachtung mit den stärksten Objektiven zugänglich sind, und, bei verschiedenem Lichtbrechungsvermögen der konstituierenden Hauptelemente, so durchsichtig, dass jede Strukturveränderung wahrgenommen werden kann. Die Resultate, zu denen O. Hertwig damals gelangte, sind nun in Kürze die folgenden. Das unbefruchtete Ei zeigt nichts weiter als in dem gleichmässigen körnigen Protoplasma einen bläschenförmigen Kern, den **Eikern**. Etwa 5—10 Minuten nach dem Zusetzen des Samens tritt in dem Protoplasma eine Veränderung auf. Ganz nahe an der Ei-Oberfläche erscheint eine kleine Ansammlung homogenen Protoplasmas, um welche sich die Dotterkörnchen zu radialen Reihen anordnen. Und in dem körnchenfreien Centrum konnte Hertwig noch einen kleinen homogenen Körper nachweisen, der sich bei geeigneter Konservierung und Färbung der Eier, wie der Eikern, lebhaft rot tingierte. Dies ist der Hertwig'sche **Spermakern**[1]). Es war zwar O. Hertwig nicht gelungen, das Eindringen eines Spermatozoon in das Ei direkt zu verfolgen; allein die Thatsache, dass der neue kleine Kern stets 5—10 Minuten nach der Besamung und zwar ganz oberflächlich nachweisbar war, dass seine Grösse mit der eines Spermatozoënkopfes übereinstimmte, dass O. Hertwig überdies in einigen Fällen ein feines über die Eioberfläche hervorragendes Fädchen (Schwanzfaden) an ihm nachweisen konnte, und endlich der Umstand, dass eine Reihe von ausgezeichneten Forschern und kurz vorher noch Bütschli (1875, 24) für andere Fälle das Eindringen eines Spermatozoon in jedes Ei beschrieben hatten, berechtigten O. Hertwig vollkommen zu dem von ihm gezogenen Schluss, dass der kleine von der Strahlung umgebene Kern „den Kopf oder Kern des eingedrungenen Spermazoon" vorstelle. Und dass dieser Schluss in der That richtig war, haben alle späteren Untersuchungen, in erster Linie diejenigen Fol's (1879, 37) bestätigt.

O. Hertwig konnte nun weiterhin feststellen, dass der Spermakern, stets umgeben von seiner Strahlensonne, gegen den Eikern hinwandert,

[1]) Sehr vielfach wird nach dem Vorgange E. van Beneden's der Eikern als weiblicher, der Spermakern als männlicher Vorkern (Pronucleus) bezeichnet.

bis er im Centrum des Eies mit demselben zusammentrifft und endlich vollkommen mit ihm verschmilzt. Den durch diese Vereinigung entstandenen Kern, mit dessen Teilung später die Embryonalentwickelung eingeleitet wird, bezeichnete O. Hertwig als Kern der ersten Furchungskugel oder kurzweg als **ersten Furchungskern.** Mit seiner Konstituierung ist nach Hertwig die Befruchtung vollzogen; sie beruht, wie er seine Theorie späterhin meist formulierte, „auf der Vereinigung zweier geschlechtlich differenzierter Zellkerne“. — Und wenn auch dieser Satz auf Grund neuerer Erfahrungen nach verschiedener Richtung einer Modifikation bedurfte, so weisen doch, wie sich unten zeigen wird, gerade die neuesten Ergebnisse darauf hin, dass die eigentliche Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung in der That auf der Vereinigung von Ei- und Spermakern beruht. So besteht also noch heute der Ausspruch zu Recht, der sich schon in O. Hertwig's erster Abhandlung (1875, 50) findet (pag. 386): „Wenn man früher einfach die Befruchtung auf eine Kopulation zweier Zellen zurückführte, so haben wir jetzt erkannt, dass der wichtigste Vorgang hierbei die Verschmelzung der beiden Zellkerne ist“ [1]).

Es ist nun unmöglich, alle die zahlreichen Untersuchungen hier aufzuführen, welche den von O. Hertwig für das Seeigel-Ei festgestellten Befruchtungsprozess als einen für das ganze Tier- und Pflanzenreich giltigen Vorgang nachgewiesen haben. Nur einige der wichtigsten Arbeiten mögen namhaft gemacht werden. So vor allem die meisterhaften Untersuchungen Fol's (1877—79, 37), dessen Hauptverdienst darin besteht, gerade an dem von O. Hertwig studierten Objekt, bei den Echinodermen, das Eindringen des Spermatozoon in das Ei auf's genaueste verfolgt zu haben. Fol zeigte, dass von den zahlreichen Spermatozoën, welche durch die Gallerthülle des Eies gegen den Dotter vordringen, dasjenige allein ins Ei eindringt, welches sich zuerst der Eioberfläche bis auf gewisse Entfernung genähert hat. Diesem sendet das Ei einen homogenen Protoplasmakegel (cône d'attrac-

1) Kurz nach O. Hertwig hat E. van Beneden (1875, 4) seine schönen Untersuchungen über die Befruchtung des Kaninchen-Eies veröffentlicht. Wenn er auch an diesem schwer zu beschaffenden Material hinsichtlich des Thatsächlichen kaum über das, was schon Bütschli und Auerbach an anderen Objekten gesehen hatten, hinauskam, so gelangte er doch mit dem ihn auszeichnenden weiten Blick zu der Vermutung, dass von den beiden Kernen, die im befruchteten Ei mit einander verschmelzen, der eine von Teilen mit der Rindenschicht des Eies verschmolzener Spermatozoënköpfe sich ableite, während der andere aus der Eimasse seine Entstehung nehme. Einen Beweis aber für diese Hypothese, wie ihn O. Hertwig geliefert hat, können wir in van Beneden's Abhandlung umsoweniger erblicken, als die Art, wie er den Spermakern auf Teile einer grösseren Anzahl von Spermaköpfen zurückführt, ohne Zweifel irrtümlich ist.

tion, Empfängnishügel) entgegen, der mit dem Kopf des Spermatozoon verklebt und diesen ins Ei-Innere hineinzieht. Und sobald dies geschehen ist, bildet sich rings um die Eioberfläche eine Membran aus, die Dotterhaut, welche allen übrigen Spermatozoën den Eintritt ins Ei verwehrt. Damit war die Thatsache, dass (normaler Weise) in jedes Ei nur ein einziges Spermatozoon eindringt, erklärt.

Sodann sind hier die vorzüglichen Untersuchungen Strasburger's (95—97) zu nennen, der die O. Hertwig'sche Befruchtungslehre auf das Pflanzenreich übertrug, während in neuester Zeit besonders Guignard (1890/91; 42, 120) die Kenntnis der Befruchtungsvorgänge im Pflanzenreich förderte. Endlich mögen gleich an dieser Stelle die wichtigsten Arbeiten genannt sein, welche sich speziell auf die Wirbeltiere beziehen; es sind dies die Untersuchungen von van Beneden (1875, 4) und Rein (1883, 89) über die Befruchtung bei Säugetieren, von O. Hertwig (1877, 5), Kupffer (1882, 68), Born (1884, 14) und O. Schultze (1887, 92) bei Amphibien, ferner die Untersuchungen von Calberla (1878, 27), Kupffer und Benecke (1878, 67) und vor allem von Boehm (1888, 12) über die Befruchtung des Neunaugen-Eies, sowie die Arbeiten von Agassiz und Whitman (1889, 1), Boehm (1891, 116) und Blanc (1891, 115) an den Eiern von Knochenfischen. — Zeigten sich in allen diesen Fällen die typischen Befruchtungsphänomene, so hat ganz neuerdings Rückert (1892, 132) für die Eier der Haifische sehr interessante abweichende Verhältnisse aufgedeckt, die seitdem durch Oppel (1891, 128) auch für die Eier von Reptilien bestätigt worden sind. Es handelt sich in diesen Fällen darum, dass normaler Weise mehrere Spermatozoën in ein Ei eindringen.

Um diese Thatsache richtig zu würdigen, ist es notwendig, etwas weiter auszuholen. Auf Grund der speziell an den Echinodermen-Eiern gemachten Erfahrungen hatte man annehmen müssen, dass das Eindringen mehrerer Spermatozoën in ein Ei, die sog Polyspermie, stets ein pathologischer Vorgang sei. Die Arbeiten O. Hertwig's (1875, 50), Fols (1879, 37 und 1883, 38) und vor allem die hervorragenden Experimentaluntersuchungen von O. und R. Hertwig (1887, 56) haben die Bedingungen und Folgen einer solchen pathologischen Polyspermie für das Seeigel-Ei festgestellt. Es ergab sich, dass dieselbe nur dann eintritt, wenn die Eier krankhaft verändert sind, und dass man durch Anwendung narkotisierender Mittel (Chloral, Chinin etc.), desgl. durch mechanische und thermische Beeinflussung, jedes Ei zwingen kann, mehreren Spermatozoën den Eintritt zu gestatten, indem die lähmende Wirkung dieser Agentien die normalen Funktionen des Eies, wie sie sich in der Bildung der Dotterhaut

äussern, für einige Zeit aufhebt. Weiterhin aber zeigten die Untersuchungen der genannten Autoren, dass durch die Beteiligung mehrerer Spermatozoënköpfe am Befruchtungsakt die Entwickelungsvorgänge stets pathologisch verändert werden und dass aus solchen polysperm befruchteten Eiern Missbildungen hervorgehen, die nach längerer oder kürzerer Zeit absterben.[1])

Nun liegen aber schon seit längerer Zeit Angaben vor, welche darauf deuten, dass bei manchen Eiern die Polyspermie eine normale Erscheinung ist. In erster Linie sind hier die interessanten Beobachtungen zu erwähnen, die Kupffer (1878, 67 und 1882, 68) an Neunaugen- und Kröten-Eiern angestellt hat, wo neben einem in regulärer Weise befruchtenden Samenfaden noch weitere, beim Neunaugen-Ei allem Anschein nach abgestorbene Spermaköpfe vom Ei aufgenommen werden, ohne dass sie hier eine Rolle zu spielen scheinen. Sodann sind die Untersuchungen Blochmann's zu nennen, der auf das Eindringen mehrerer Spermatozoën bei Insekteneiern aufmerksam gemacht hat. Dass dies eine keineswegs seltene Erscheinung hier ist, hat neuerdings wieder Henking (1890, 46) hervorgehoben. Doch zeigte sich in allen diesen Fällen, dass von diesen in grösserer Zahl eingedrungenen Spermatozoën nur ein einziges in ganz typischer Weise an den inneren Befruchtungsvorgängen sich beteiligt, während die anderen in nicht näher erforschter Weise zu Grunde gehen.

Rückert (l. c.) hat nun an den meroblastischen Eiern der Haifische die Schicksale der in mehrfacher Zahl eingedrungenen Spermaköpfe genauer verfolgt und seine Ergebnisse sind umso interessanter, als sie endlich die vielumstrittene Frage nach der Herkunft der sogenannten Dotter- oder Parablastkerne (Merocytenkerne, Rückert) zur definitiven Lösung geführt haben. Rückert fand nämlich in befruchteten Eiern auf Stadien, welche der Konstituierung des ersten Furchungskernes vorausgehen, ausser einem an seinem ganzen Habitus leicht erkennbaren Eikern in variabler Zahl andere Kerne vor, welche nach der Struktur, die sie in den allerjüngsten Eiern darboten, nur umgewandelte Spermatozoënköpfe, also Spermakerne sein konnten. Alle diese Kerne verhalten sich ganz gleichartig, an jedem ist die im ganzen Tierreich so charakteristische Strahlenfigur nachweisbar, und zunächst zeigt auch keiner von ihnen besondere Beziehungen zum Eikern. Erst später rückt einer von den zahl-

[1]) Nur für den Fall, dass zwei Spermatozoën eindringen, scheint eine normale Entwickelung möglich zu sein (vgl. Selenka, 1878, 94). Auf gewisse feinere Vorgänge, welche sich in polysperm befruchteten Eiern abspielen, werde ich unten zurückkommen.

reihe ı Spermakernen, wahrscheinlich der von Anfang nächste, gegen den Eikern hin, worauf beide zu einem regulären ersten Furchungskern verschmelzen. Durch successive Zweiteilung gehen aus diesem Kern, wie überall, die Kerne aller Zellen des neuen Organismus hervor. Die überschüssigen Spermakerne aber wandern, von Protoplasmahöfen umgeben, in den Dotter aus. Obgleich sie schliesslich dem Untergang bestimmt sind, zeigen sie doch während der ersten Entwickelungsperiode des Embryo noch eine grosse Lebensenergie; ein jeder liefert durch successive Teilungen eine grosse Anzahl von Tochterkernen, die sich häufig durch besondere Grösse auszeichnen und die man als Dotter- oder Merocytenkerne schon seit langer Zeit kannte. Ihre allmähliche Degeneration wird zunächst an den pathologischen Figuren deutlich, welche bei ihren späteren Teilungen auftreten. Am Aufbau des Embryo nehmen sie nach Rückerts letzter Mitteilung über diesen Punkt (1891, 133) keinen Anteil.

Ganz identisch hiermit sind die Befruchtungsvorgänge, die Oppel (1891, 128) für verschiedene Reptilieneier nachgewiesen hat, wie dies ja nach dem Vorkommen von Dotterkernen in diesen Eiern von vornherein zu erwarten war. Es ist kaum zu bezweifeln, dass die physiologische Polyspermie sich auch bei den Vögeln finden muss.

Für unsere Auffassung des Befruchtungsvorganges sind diese Thatsachen von hohem Wert. Sie lehren, dass alle wesentlichen Erscheinungen bei den Haifischen und Reptilien genau die gleichen sind, wie bei allen übrigen Tieren; d. h. es vereinigen sich ein Ei- und ein Spermakern zu einem ersten Furchungskern, der in regulärer Weise alle Blastomerenkerne liefert. Nur die Einrichtungen, durch welche diese ausschliessliche Beteiligung zweier Zellen am Aufbau des neuen Organismus gesichert wird, sind bei Selachiern und Reptilien und offenbar auch bei manchen Insekten specifisch. Während dieses Resultat sonst dadurch erzielt wird, dass das Ei von vornherein das Eindringen mehrerer Spermatozoën verhindert, lassen das Haifisch- und Reptilien-Ei eine, wie es fast scheint, beliebige Zahl von Spermatozoën eindringen. Dafür besitzen sie nun innere Schutzeinrichtungen, welche nur ein Spermatozoon in Wirksamkeit treten lassen. Kommt es bei Seeigeln pathologischer Weise zur Polyspermie, so ereignet er sich erstens sehr häufig, dass mehrere Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen und dadurch einen ersten Furchungskern liefern, der sich in abnormer Weise teilt (s. u.), und wenn dies auch nicht geschieht, so greifen wenigstens die Teilungscentren der überschüssigen Spermaköpfe störend in die Entwickelung ein und veranlassen ein pathologisches Produkt.

Bei den Selachiern und Reptilien verhält es sich anders. Hier sind

offenbar am Eikern Einrichtungen vorhanden, welche nur einen Spermakern zur Konjugation zulassen, und Einrichtungen, durch welche die überschüssigen Spermakerne in den Dotter eliminiert werden, wo sie unschädlich sind. Über die Natur dieser Schutzvorrichtungen fehlt uns freilich bis jetzt jegliche Vorstellung. — Es ist auffallend, dass die besprochene physiologische Polyspermie gerade den grössten Eiern zukommt. Man könnte daran denken, dass dies kein zufälliges Zusammentreffen sei, sondern dass sich die Polyspermie in Anpassung an die Grösse des Eies ausgebildet habe, da ja in einer grossen Protoplasmamasse bei einer grösseren Zahl von Spermakernen mehr Aussicht besteht, dass einer davon rechtzeitig den Eikern auffindet, als wenn nur ein einziger vorhanden ist.

Wie dies aber auch sein mag, jedenfalls kann es keinen schöneren Beweis für die O. Hertwig'sche Theorie geben, als die besprochene Polyspermie, von der es zweifelhaft erscheinen muss, ob sie diesen Namen überhaupt verdient, nachdem gerade sie die ausschliessliche Beteiligung **eines** Spermakerns am Zeugungsakt in's hellste Licht stellt.

Wir sind im Vorstehenden bereits auf die allerjüngste Litteratur zu sprechen gekommen; nun müssen wir wieder um fast ein Jahrzehnt zurückgehen, um die Ergebnisse kennen zu lernen, zu denen man seither über die **feineren Vorgänge bei der Befruchtung** gelangt ist. Denn nicht nur bestätigt wurde die Hertwig'sche Befruchtungslehre in dieser Zeit, sondern auch wesentlich vertieft. Dies hängt zusammen mit dem ausserordentlichen Aufschwung, den unsere Kenntnis vom Bau und den Lebenserscheinungen der Zellen überhaupt in den letzten fünfzehn Jahren genommen hat. Besonders war es das Studium der sogenannten indirekten Kernteilung, der „Karyokinese“, welches einen ganz ungeahnten Einblick in die Bestandteile und Lebensvorgänge der Zelle eröffnete und damit auch für die Befruchtungslehre höchst bedeutsame Fortschritte anbahnte. Bezüglich der Thatsachen, um die es sich hierbei handelt, muss ich auf das Kapitel „Zelle“ verweisen; es sei nur bemerkt, dass sich für die Zeugungsvorgänge vor allem diejenige Substanz des Kerns als höchst bedeutungsvoll erwies, welche Flemming als **„Chromatin“** bezeichnet und um deren Erkenntnis er sich selbst neben einer Reihe anderer Forscher hervorragende Verdienste erworben hat (vgl. die Litteratur „Zelle“). Flemming war es in erster Linie, der die Schicksale dieser Substanz von der Entstehung einer Zelle bis zu ihrer Teilung auf's Genaueste verfolgte. Er erkannte, dass das Chromatin in den ruhenden Kernen zumeist in Form eines Gerüstwerkes angeordnet ist, er stellte die

Umwandlungen fest, unter welchen sich dasselbe zur Teilung vorbereitet; er zeigte, wie es sich hierbei zu einzelnen kompakten Fadenstücken zusammenzieht, den chromatischen Elementen oder **Chromosomen** (Waldeyer, 1888, 101), wie diese sich der Länge nach in zwei identische Hälften spalten und wie von den hierdurch auf die doppelte Zahl gebrachten Elementen die eine Hälfte der einen, die andere der anderen Tochterzelle zugeteilt wird.

Auf dieser Grundlage erhob sich dann im Jahre 1884 das imposante Werk E. van Benedens (5) über die Befruchtung beim Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala), worin die bisherigen Resultate über die Schicksale des Chromatins bei der Zellteilung nicht nur in einem höchst wesentlichen Punkt erweitert, sondern überdies zu den Befruchtungsphänomenen in eine Beziehung gebracht wurden, welche sich vor allem für unsere Auffassung des Vererbungsproblems als höchst bedeutsam erweisen sollte.

Es handelt sich hierbei um Folgendes: Nachdem man so tief in den feineren Bau des Kerns eingedrungen war und speziell das Chromatin nach der Art, wie es sich bei der Teilung verhält, als einen der wichtigsten Zellbestandteile ansehen gelernt hatte, musste es sich fragen, wie sich denn, wenn Ei- und Spermakern verschmelzen, die Substanzen derselben zu einander verhalten, wobei noch die Vorfrage zu beantworten war, ob die beiden Kerne in ihren Bestandteilen gleichwertig seien oder nicht.

O. Hertwig hatte in seiner ersten, oben besprochenen Abhandlung gezeigt, dass sich im Seeigelei ein relativ grosser Eikern mit einem sehr kleinen Spermakern zum ersten Furchungskern vereinigt, und so musste es scheinen, als seien die beiden Kerne verschiedenwertig, als bestehe ein sexueller Gegensatz zwischen ihnen. Später hat O. Hertwig selbst dieser Auffassung den Boden entzogen (1878, 52), indem er an Seesterneiern den Nachweis führte, dass es sich bei dieser Differenz nicht um einen prinzipiellen Gegensatz, sondern nur um einen graduellen Unterschied handelt, der unter Umständen vollkommen verschwinden kann. Besamt man vollkommen reife Seestern-Eier, so sind die Erscheinungen ganz die gleichen, wie im Ei der Seeigel: es vereinigt sich ein kleiner Spermakern, dessen Chromatin zu einem kompakten Klumpen zusammengeballt ist, mit einem grossen Eikern, der seine chromatische Substanz in Form eines Gerüstes enthält. Lässt man dagegen das Spermatozoon in ein noch unreifes[1]) Ei eindringen, wo der Spermakern eine gewisse Zeit warten muss, bis er in Aktion treten kann, so wandelt er sich in einer Weise um, dass er schliess-

[1]) Siehe hierüber unten bei der Ovogenese.

lich dem Eikern vollkommen gleich erscheint und von diesem in keiner Weise mehr unterschieden werden kann. Diese vollkommene Übereinstimmung des männlichen und weiblichen Kerns wurde von vielen Forschern auch für andere Eier nachgewiesen.

Allein ob der Spermakern bei seiner Vereinigung mit dem Eikern diesem gleich oder von ihm verschieden war — die Beziehungen, in welche das Chromatin des einen zu dem des andern tritt, blieb unaufgeklärt; waren die Kernbläschen mit einander verschmolzen, so liessen sich männliche und weibliche Bestandteile nicht mehr auseinander halten.

Da brachten nun endlich die ausgezeichneten Untersuchungen E. van Beneden's einen überraschenden Aufschluss. Der belgische Forscher hatte an dem Ei des Pferdespulwurms ein Objekt entdeckt, bei welchem Eikern und Spermakern überhaupt nicht verschmelzen, sondern bis zur Ausbildung der karyokinetischen Teilungsfigur selbständig bleiben. Das Ei von Ascaris gehört zu denjenigen Eiern, wo der Spermakern, da er schon in's unreife Ei eindringt, schliesslich dem Eikern vollkommen gleichartig wird. Beide Kerne sind dann Bläschen, von einer Membran umschlossen, mit Kernsaft angefüllt; in jedem findet sich das gleiche chromatische Gerüst und ein oder mehrere chromatische Nukleolen. Während nun in anderen Fällen Ei- und Spermakern in diesem Zustand verschmelzen und erst der einheitliche erste Furchungskern sich zur Teilung vorbereitet, macht hier jeder Geschlechtskern die zur Teilung führende Metamorphose in der Regel selbständig durch. Im einen wie im anderen Kern zieht sich das chromatische Gerüst zu zwei bandförmigen Chromosomen zusammen (Fig. 1), und wie vorher die ganzen Kerne, so sind nun die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in Grösse, Form und sichtbarer Struktur vollkommen identisch. Darauf lösen sich die beiden Kernbläschen auf; der Kernsaft mischt sich mit dem Protoplasma, die Nukleolen verschwinden auf noch unbekannte Weise und es bleiben als geformte Bestandteile von jedem Kern nur die beiden Chromosomen zurück, nunmehr direkt in's Protoplasma eingebettet. Während dieser Umwandlungen der Kerne hat sich im Protoplasma der bei jeder Zellteilung auftretende Teilungsapparat (siehe Zelle) ausgebildet: 2 körperliche Pole (Centrosomen), umgeben von radial angeordneten Protoplasmafädchen, unter deren Einfluss sich die vier bandförmigen Chromosomen zu einer äquatoria-

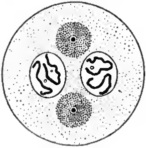


Fig. 1.

len Platte zwischen den beiden Centren anordnen. Van Beneden konnte nun nicht allein Flemming's Entdeckung bestätigen, dass sich jedes Chromosoma der Länge nach in zwei gleiche Hälften (Tochterchromosomen) spaltet (Fig. 2), sondern er bewies überdies — und darin besteht ein weiteres hervorragendes Verdienst seiner Untersuchungen — dass von den beiden aus einem Mutterelement entstandenen Spalthälften das eine diesem, das andere jenem Pol zugeführt wird[1]). So erhält also jede der beiden primären Furchungszellen zwei rein väterliche, zwei rein mütterliche Chromosomen; mit anderen Worten: es erbt sich die im Ei bestehende Kombination des väterlichen und mütterlichen Chromatins auf jede der beiden Tochterzellen fort.

Es zeigte sich später, dass das von E. van Beneden für das Ei des Pferdespulwurms festgestellte Verhalten der beiden Geschlechtskerne im ganzen Tierreich sehr verbreitet ist. Nachdem Carnoy (29) dasselbe für einige andere Nematoden nachgewiesen hatte, konnte ich (1890, 22) es für Mollusken, Tunikaten und Würmer feststellen. Und schon in der älteren Litteratur liegen Angaben vor (vergl. besonders die ausgezeichneten Untersuchungen von Mark, 1881, 76), welche ein Selbständigbleiben von Ei- und Spermakern bis zu ihrer Auflösung auch für zahlreiche andere Fälle als vollkommen sicher erscheinen lassen. In allen genauer analysierten Fällen bestätigte sich die Entdeckung van Beneden's auch insofern, als überall die väterlichen Chromosomen den mütterlichen nicht nur in Grösse, Form und Färbbarkeit gleich waren, sondern auch in der Zahl genau mit ihnen übereinstimmten. Die Zahl der Chromosomen an sich ist für die einzelnen Tierarten, ja oft für nahe verwandte Formen sehr variabel; sie kann im geringsten Fall für jeden der beiden Geschlechtskerne 1 betragen, so bei einer nicht seltenen Varietät des Pferdespulwurms, sie kann bis auf über 100 ansteigen, so, nach meinen noch nicht veröffentlichten Beobachtungen beim Flusskrebs. Allein, wo eine genaue Zählung ausführbar war, da ergab sich stets für den Eikern und Spermakern genau die gleiche Zahl.

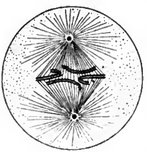


Fig. 2.

Schliesslich gelang es auch (Boveri 1890, 22) für einige von jenen

[1]) Diese Entdeckung wurde gleichzeitig von Heuser (1884, 60) an pflanzlichen Zellen gemacht.

Fällen, wo ein kleiner kompakter Spermakern mit einem grossen bläschenförmigen Eikern verschmilzt, den Nachweis zu führen, dass auch hier väterliches und mütterliches Chromatin, trotzdem beide Teile in einem einheitlichen Kernbläschen eingeschlossen sind, ihre Selbständigkeit bewahren, und dass der anscheinend kompakte Chromatinkörper des Spermatozoënkopfes für die erste Furchungsspindel genau ebensoviele ganz ebensolcher Chromosomen liefert als aus dem Gerüst des Eikerns hervorgehen.

So dürfen wir wohl als allgemein giltiges Gesetz den Satz aufstellen: Von den Chromosomen der ersten Furchungsspindel stammt überall die eine Hälfte vom Vater, die andere von der Mutter; väterliche und mütterliche Chromosomen stimmen in ihrem Aussehen und ihren Reaktionen überall vollkommen mit einander überein, und es besteht nicht der geringste Grund dafür, irgend eine „geschlechtliche" Differenz zwischen ihnen anzunehmen.

Wenn ich dies schreibe, ist es mir nicht unbekannt, dass in jüngster Zeit L. Auerbach (1891, 111) auf Grund sehr sorgfältiger Untersuchungen einen „sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen" festgestellt hat, der darin zum Ausdruck kommt, dass sich die männlichen Zeugungszellen gegen Farbstoffe wesentlich anders verhalten als die weiblichen. Auerbach unterscheidet eine blaue und eine rote Reihe von Farbstoffen; eine besondere Affinität für die erstere wird als Kyanophilie, eine solche für die letztere als Erythrophilie bezeichnet. Auerbach fand nun, dass der Kopf (Kern) der Spermatozoën kyanophil, die Substanz des Keimbläschens unreifer Eier erythrophil ist, und indem er mit der grossen Mehrzahl der Autoren die Kernsubstanz als das Wesentliche bei der Befruchtung ansieht, zieht er den Schluss (pag. 367), „dass die männliche Befruchtungssubstanz eine kyanophile, die weibliche Zeugungssubstanz eine erythrophile ist." Weiter heisst es dann: „Nach allem ist der sexuelle Gegensatz begründet auf zwei Substanzen, die sich qualitativ dadurch unterscheiden, dass die männliche kyanophiler, die weibliche erythrophiler Natur ist." Endlich meint Auerbach, es sei zu erwarten, dass von den beiden Vorkernen des befruchteten Eies sich der eine als kyano-, der andere als erythrophil herausstellen werde.

Bei einer Kritik dieser Auffassung gehen wir am besten von diesem letzten Punkt, von dem gegenseitigen Verhalten der im befruchteten Ei sich gegenüberstehenden Geschlechtskerne aus. In dieser Hinsicht kann schon jetzt ganz positiv behauptet werden, dass überall da, wo Ei- und Spermakern im gleichen Entwickelungszustand mit einander verglichen

werden, ein Unterschied in der Chromatophilie zwischen beiden durchaus nicht besteht. Denn wenn auch, soweit mir bekannt, noch keine Doppelfärbungen nach Auerbach's Prinzipien auf befruchtete Eier angewandt worden sind, so sind dieselben doch schon mit sehr verschiedenen Farbstoffen sowohl aus der blauen, als aus der roten Reihe behandelt worden; und dabei hat sich stets ergeben, dass sich die entsprechenden Teile von Ei- und Spermakern dem angewandten Farbstoff gegenüber absolut identisch verhalten. Ein Gleiches gilt für die nach Auflösung der Kernbläschen in's Protoplasma eigelagerten väterlichen und mütterlichen Chromosomen. Wenn also Auerbach zwischen dem Kern eines Spermatozoon und einem Keimbläschen eine Verschiedenheit in der Chromatophilie nachweisen kann, so wird dies so zu erklären sein, dass diese beiden Kerne, deren Zellen sich übrigens (siehe unten) gar nicht entsprechen, sich in einem möglichst verschiedenen Zustand befinden. Diese Verschiedenheit tritt ja schon in der Grösse und Struktur auf's Schärfste hervor; wir dürfen uns also nicht wundern, dass sich auch in dem Verhalten gegen Farbstoffe Differenzen bemerkbar machen. Will man dieselben als „sexuelle" bezeichnen, so wird dagegen nichts einzuwenden sein; bricht sich doch immer mehr die Überzeugung Bahn, dass der geschlechtliche Gegensatz in allen seinen Äusserungen nicht ein prinzipieller, sondern ein sekundärer ist, entsprungen aus einer Arbeitsteilung zwischen zwei ursprünglich vollkommen gleichen Zeugungszellen. Diese Arbeitsteilung, welche der einen Zelle die ganze Sorge für die Ernährung des neuen Organismus aufbürdet, während sie die andere zu einem möglichst kleinen, beweglichen, das Ei aufsuchenden Element ausbildet, muss auch die Kerne dieser Zellen entsprechend beeinflussen. Dass dieselben — nämlich Ei- und Spermakern — aber trotzdem fundamental gleich sind, dies geht eben aus der oben berichteten Thatsache auf's Klarste hervor, dass sie, sobald sie sich im Ei unter gleichen Bedingungen befinden, durchaus nicht mehr von einander unterschieden werden können. Wie wenig übrigens auf Farbenreaktionen, sobald sie sich nicht auf genau homologe Stadien beziehen, Gewicht zu legen ist, mag aus den schönen Untersuchungen von Hermann (1889, 49) entnommen werden, der bei einer gewissen Doppelfärbung mit Saffranin und Gentianaviolett die Chromosomen, wenn sie aus dem Gerüst entstanden sind, blau, später, wenn sie sich teilen, rot gefärbt fand, worauf die Tochterchromosomen, bevor sie wieder in das Gerüst der beiden neuen Kerne übergehen, abermals den blauen Farbstoff bevorzugen.

Nachdem E. van Beneden das Selbständigbleiben der im befruchteten Ei vereinigten väterlichen und mütterlichen Chromosomen festgestellt

und die gleichmässige Verteilung ihrer Spalthälften auf die Tochterzellen nachgewiesen hatte, musste von vornherein die Vermutung nahe liegen, dass auch bei allen folgenden Teilungen jede Tochterzelle wieder die gleiche Kombination väterlichen und mütterlichen Chromatins erhalten werde. Hatte doch schon früher Roux in seiner geistvollen Schrift: „Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren“ (1883, 90) aus der minutiösen Sorgfalt, mit der bei jeder Zellteilung die Chromosomen gespalten und auf die Tochterzellen verteilt werden, den Schluss gezogen, dass diese einzelnen fadenförmigen Körperchen, ja vielleicht selbst noch gewisse in einfacher Reihe in dem Faden aufeinanderfolgende Unterabteilungen als Träger verschiedener Qualitäten angesehen werden müssten, die allen Zellen zukommen sollten, und die eben durch den karyokinetischen Prozess übertragen würden. Wie viel mehr musste diese Auffassung an Wahrscheinlichkeit gewinnen, nachdem es sich herausgestellt hatte, dass die Chromosomen im befruchteten Ei und noch in den beiden primären Furchungszellen in der That verschiedene Qualitäten repräsentieren, indem die eine Hälfte von der Mutter, die andere vom Vater stammt und dieser letztere Teil überhaupt nahezu das Einzige ist, was vom Vater her in die Bildung des Kindes eingeht! Die direkte Beobachtung aber lässt uns hier im Stich. Die Tochterchromosomen, welche jede primäre Furchungszelle vom Ei her überkommt, wandeln sich hier in ein Kerngerüst um, in welchem anscheinend jede Selbständigkeit der einzelnen Elemente verloren geht. Und wenn sich auch das Gerüst bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung in genau eben so viele Chromosomen wieder zusammenzieht, so können wir es doch diesen nicht ansehen, ob sich in jedem wieder die gleicher Teile zusammengefunden haben oder nicht, ja ob sich nicht die väterlichen und mütterlichen Bestandteile zu einer vollkommenen Mischung von einheitlicher neuer Qualität verbunden haben. — Es liegen jedoch gewisse Anzeichen vor, welche es, meiner Meinung nach, im höchsten Grade wahrscheinlich machen, dass jedes Chromosoma bei allen Umwandlungen, die es erleidet, und so auch in dem gerüstförmigen Zustand des ruhenden Kerns, seine Selbständigkeit vollkommen bewahrt. Und da diese Auffassung für das Verständnis gerade der neuesten Litteratur über Ovo- und Spermatogenese von grosser Bedeutung ist, möge dieselbe hier in ihren Hauptpunkten kurz erläutert werden. Als ihr Begründer ist Rabl (1885, 88) zu nennen[1]), der in seinen vorzüglichen Untersuchungen über Zellteilung

[1]) Es ist ein Irrtum, wenn einige Autoren auch van Beneden als Begründer der „Individualitätshypothese“ anführen. In seiner grossen Abhandlung (1883, 5) nimmt er zwar eine dauernde Selbständigkeit des väterlichen und mütterlichen Chromatins an, aber von

zuerst die Aufmerksamkeit auf die merkwürdige Thatsache richtete, dass bei der Vorbereitung gewisser Kerne zur Teilung nicht nur die gleiche Zahl von Chromosomen auftritt, die in das Gerüst eingegangen war, sondern dass diese neuen Mutterelemente überdies annähernd in der gleichen charakteristischen Gruppierung hervortreten, in welcher die Tochterelemente vor der Kernrekonstruktion zu einander gestellt waren. Ich selbst (1887, 16 und 1888, 20) konnte diese Übereinstimmung an einem viel günstigeren Objekt (eben den Furchungszellen des Pferdespulwurms) noch genauer feststellen und zeigen, dass 1. jedes bei der Auflösung des Kerns auftretende Chromosomen-Ende mit einem Ende der den Kern bildenden Chromosomen identisch ist, und dass 2. je zwei vor der Kernrekonstruktion in einem Faden verbundene Enden auch nach der Retraktion des Gerüsts wieder in einem und demselben Chromosoma vereinigt sind. Auf Grund dieser Thatsachen formulierte ich zuerst präzise den Satz, dass die Chromosomen selbständige Gebilde seien, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren.

Wie mir scheint, hat sich diese Hypothese bereits ziemlich allgemeiner Anerkennung zu erfreuen, mit Ausnahme allerdings der sehr gewichtigen Stimme von O. Hertwig (1890, 55). Ich kann jedoch die Gründe, die dieser Forscher gegen die Individualität der Chromosomen anführt, nicht für vollkommen zutreffend halten. Dass eine gleichmässige Übertragung des väterlichen und mütterlichen Chromatins auf alle Tochterzellen auch in anderer Weise denkbar wäre, ist nicht zu bestreiten und von mir selbst schon früher hervorgehoben worden. Es ist aber auch nicht dieses Postulat, welches zur Aufstellung der Hypothese geführt hat; vielmehr gründet sich dieselbe durchaus auf thatsächliche Verhältnisse. Diese scheint O. Hertwig in seinen Ausführungen doch allzu sehr zu unterschätzen. Denn wenn er sagt, für die Individualitätshypothese spreche höchstens die Thatsache, dass die Zahl der aus einem Kerngerüst hervorgehenden Elemente mit der Zahl der Elemente, welche das Gerüst gebildet haben, übereinstimmt, so übersieht er hierbei, meines Erachtens, das Gewicht der oben erwähnten, von Rabl und mir festgestellten höchst auffälligen Erscheinung, dass in Fällen, wo das Chromatin bei der Kernrekonstruktion eine charakteristische Anordnung zeigt, genau diese Anordnung bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung wieder zum Vorschein kommt. Wie soll man denn diese

einem Selbständigbleiben der Chromosomen ist keine Rede; in der zweiten mit A. Neyt gemeinsamen Arbeit (1887, 7) wird die Individualität der Chromosomen auf Grund irriger Beobachtungen sogar bekämpft.

Übereinstimmung erklären, wenn man nicht den aus einem Chromosoma entstandenen Gerüstbezirk wieder in ein Chromosoma sich zusammenziehen lässt? Allein schon die Zahlenübereinstimmung für sich scheint mir von viel grösserer Bedeutung zu sein, als O. Hertwig anerkennt, besonders in der Erweiterung (Boveri 1887, 16, 1888, 20), dass, wenn ein Kern durch Mängel in der Teilungsmechanik ein oder zwei Chromosomen zu viel erhält, bei seiner Teilung die Anzahl der Chromosomen genau um diese Zahl erhöht ist. O. Hertwig meint, man könne die Bildung der Chromosomen aus dem Gerüst auch in viel einfacherer Weise erklären (l. c. pag. 108). „Es ist eine beliebte Vorstellung", schreibt er, „dass die chromatische Substanz in morphologischer Hinsicht aus zahlreichen Körnern aufgebaut sei. Nehmen wir an, dass diese Teilchen Polarität erhalten, wenn Kräfte, die im Ruhezustand des Kerns latent waren, bei Beginn der Teilung in Wirkung treten, dann scheint es mir recht gut verständlich zu werden, dass die angenommenen morphologischen Einheiten der Kernsubstanz, die Körner, sich in Reihen hintereinander anordnen." Allein auf Grund dieser Vorstellung könnte man doch höchstens die Bildung eines einzigen einheitlichen Kernfadens erklären. Schon die Segmentierung desselben in stets genau so viel Stücke, als der Kern bei seiner Entstehung erhalten hat, und zwar oft in sehr verschieden lange Stücke, bleibt gänzlich unerklärt. Nun kommt es aber in den meisten Kernen gar nicht zur Bildung eines einzigen, sich nachträglich segmentierenden Fadens, sondern es kontrahieren sich die einzelnen Gerüstbezirke direkt zu je einem isolierten Element: eine Thatsache, die durch O. Hertwig's Annahme gleichfalls nicht erklärt werden kann. Als weiteren Grund gegen die Individualitätshypothese führt O. Hertwig an, dass z. B. die chromatische Substanz der Spermatozoën von Salamandra vollkommen homogen erscheine, und er knüpft daran die Frage: „Was berechtigt hier zu sagen, dass sie aus 12 selbständigen chromatischen Elementen zusammengesetzt sei, von denen doch nicht die Spur zu sehen ist?" Dem sind jedoch die Beobachtungen entgegen zu halten, die ich über die Schicksale ganz ebenso homogen erscheinender Spermakerne speziell in den Eiern von Medusen und Seeigeln (1890, 22) habe anstellen können. Hier entpuppt sich der scheinbar homogene Körper, sobald er etwas aufgequollen ist, als ein dichter Knäuel von Fäden, und ich glaube nicht, dass sich die Bilder, unter denen diese Umwandlung vor sich geht, anders deuten lassen, als dahin, dass die Fäden schon in dem kompakten Körper enthalten sind, nur so dicht zusammengepresst, dass man sie nicht erkennen kann. Endlich führt O. Hertwig die ungeheure Vermehrung des Chromatins in den Keimbläschen vieler Eier ins Feld, die er unter der Voraussetzung der Chromosomen-

Individualität nur dann erklärbar findet, wenn man eine ausserordentliche Vermehrung der Chromosomen durch Teilung im ruhenden Keimbläschen annehme, wozu doch keine Veranlassung sei. Ich glaube hiergegen bemerken zu dürfen, dass die fraglichen Keimbläschen noch viel zu wenig studiert sind, um hierüber ein definitives Urteil zu erlauben, dass jedoch in genauer analysierten Fällen, so im Keimbläschen von Sagitta (Boveri 1890, 22) trotz enormer Zunahme des Chromatins doch die typische Normzahl der Chromosomen nachweisbar ist. Und ich darf einstweilen hinzufügen, dass Rückert demnächst auch für das Keimbläschen des Haifisch-Eies Verhältnisse mitteilen wird, welche mit der Individualitäts-Hypothese im besten Einklang stehen.

Somit scheint mir, abgesehen von besonderen, unten noch näher zu besprechenden Fällen, die Annahme weitaus die wahrscheinlichste zu sein, dass wir jedes aus einem ruhenden Kern hervorgehende chromatische Element mit einem bestimmten, in die Bildung des Kerns eingegangenen Element identifizieren dürfen, woraus sich die bedeutsame Konsequenz ergiebt, dass in allen Zellen, welche sich im regulären Teilungsverlauf aus dem befruchteten Ei ableiten, die eine Hälfte der Chromosomen rein väterlicher, die andere rein mütterlicher Abkunft ist.

Wir haben bisher nur das gegenseitige Verhalten der Kerne, speziell des Chromatins der beiden im Befruchtungsakt vereinigten Zellen betrachtet; nun bleibt noch übrig, auch die Beziehungen zu untersuchen, in welche das **Protoplasma** der Samenzelle und eventuell spezifische Bestandteile desselben zu den entsprechenden Teilen des Eies treten. Im allgemeinen ist ja der protoplasmatische Anteil der Spermatozoën äusserst gering. Er ist fast ausschliesslich auf den Schwanzfaden beschränkt und selbst diesen haben wir, wie O. Hertwig (1884, 53) mit Recht hervorgehoben hat, eher als ein Plasmaprodukt, etwa einer Muskelfibrille entsprechend, anzusehen. Überdies ist es gar nicht sicher, ob der Schwanzfaden überall in's Ei mit eindringt, und so scheint man entschieden berechtigt zu sein, seine Rolle mit der Heranführung des Spermakopfes an das Ei für ausgespielt zu halten und ihm eine Bedeutung für die Befruchtung nicht zuzuerkennen. Eine viel beträchtlichere Protoplasmamenge bringen die eigentümlichen grossen Spermatozoën der Spulwürmer in die Eier hinein. Da das Spermaprotoplasma hier die Eigentümlichkeit besitzt, so bald es vom Eiprotoplasma umgeben ist, in Karmin eine rote Tinktion anzunehmen, so ist es von letzterem stets scharf zu unterscheiden und in seinen Schicksalen leicht zu verfolgen (E. van Beneden 1883, 5). Auch

hier jedoch gelangt man zu der Überzeugung, dass demselben eine Bedeutung für die Befruchtung nicht zukommt. Die Umwandlungen, die es erleidet, machen den Eindruck einer Degeneration; es sieht aus, als werde seine Substanz wie ein toter organischer Fremdkörper allmählich vom Eiprotoplasma resorbiert und assimiliert, und so ist es, wenn auch nicht absolut auszuschliessen, so doch immerhin sehr unwahrscheinlich, dass die Vermischung von Ei- und Spermaprotoplasma eine für die Entwickelung notwendige Vorbedingung sei.

Anders verhält es sich dagegen mit einem spezifischen, im Protoplasma gelegenen Körperchen, das gleichzeitig von mir (1887, 16) und von van Beneden und Neyt (1887, 7) als ein dauerndes Zellenorgan nachgewiesen worden ist, mit dem sogenannten Centralkörperchen oder **Centrosoma**[1]). Es zeigte sich nämlich, dass jenes kleine Gebilde, das man bis dahin nur als Polkörperchen der karyokinetischen Figur gekannt hatte, nicht, wie man annahm, nach vollzogener Zellteilung wieder verschwindet, sondern dass es sich neben dem Kern als ein selbständiges Organ während der ganzen Dauer des Bestehens der Zelle erhält. Und es ergab sich weiter, dass die Zellteilung dadurch eingeleitet wird, dass dieses Centrosoma sich teilt, dass seine Teilstücke, jedes von einer Kugel spezifischen Plasmas umgeben, auseinanderrücken und die Centren für die beiden zu bildenden Tochterzellen darstellen. Hatte man diese beiden Körperchen — eben als die „Polkörperchen" der Teilungsfigur — schon früher vielfach als die hauptsächlich aktiven Organe bei der Kern- und Zellteilung in Anspruch genommen, so liess sich dies jetzt durch genaue Analyse der Teilungsphänomene mit aller Evidenz darthun; und so gelangte man zu der Einsicht, dass das Centrosoma das dynamische Centrum und speziell das Fortpflanzungsorgan der Zelle vorstelle, welches sich, ganz ähnlich wie die Chromosomen, durch Teilung von einer Zellen-Generation auf die nächste forterbt.

Die Konsequenzen dieser Erkenntnis für die Befruchtungsvorgänge habe ich zuerst in meinem Aufsatz: Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies" (1887, 18) dargelegt. Wenn das Centrosoma ein einer jeden Zelle zukommendes Organ ist, so muss es auch im Ei und im Spermatozoon enthalten sein. Lassen sich nun hier wirklich Centrosomen nachweisen, und in welcher Weise nehmen sie am Aufbau des befruchteten Eies Teil? In dieser Hinsicht habe ich zuerst auf Grund fremder und eigener Beobachtungen den Satz begründet, dass das Spermatozoon

[1]) Ich muss mich auch hier, unter Verweisung auf das Kapitel „Zelle", auf eine kurze Anführung des Allerwesentlichsten beschränken.

ein Centrosoma in's Ei einführt. Denn die bis dahin unerklärte Strahlung, welche im Ei um den eingedrungenen Sparmakopf entsteht und von der Fol (1879, 37) zuerst gezeigt hatte, dass sie nicht auf den Spermakern, sondern auf eine neben demselben gelegene Stelle centriert ist, liess, nachdem einmal die Individualität der Centrosomen festgestellt war, keine andere Deutung zu, als dass hier ein solches Centralkörperchen vorliegt. Überdies hatten O. und R. Hertwig (1884, 53, 1887, 56), wie ich selbst bestätigen konnte (1888, 19), bei Seeigeln um Kopf des eingedrungenen Spermatozoon einen achromatischen Bestandteil entdeckt, der, da er den Mittelpunkt der Strahlung einnimmt, nichts anderes sein kann, als ein Centrosoma. Dass aber das Spermatozoon, das ja an jeder beliebigen Stelle in's Ei eindringen kann, dieses Organ nicht erst im Ei vorfindet, ist selbstverständlich, umso mehr, als bei Polyspermie um jeden Spermakopf die Strahlung entsteht[1]).

Was nun das Centrosoma des Eies betrifft, so war durch die Untersuchungen über die Ovogenese bekannt, dass bei der Teilung, aus welcher das Ei seine Entstehung nimmt, ihm ganz wie jeder anderen durch Teilung entstehenden Zelle ein Polkörperchen, i. e. ein Centrosoma zugeteilt wird, und es handelte sich also darum, festzustellen, in welcher Beziehung diese beiden im befruchteten Ei zusammenkommenden Centrosomen zu den beiden Polkörperchen der ersten Furchungsspindel stehen. Ich glaubte, die vorhandenen Möglichkeiten dahin präzisieren zu dürfen, dass entweder das eine Polkörperchen vom Ei-Centrosoma, das andere vom Sperma-Centrosoma gebildet werde, oder dass beide Centrosomen verschmelzen und erst durch die Teilung dieses Produkts die Polkörperchen geliefert werden. Allein ohne diese beiden Möglichkeiten für alle Fälle auszuschliessen, schienen mir die Thatsachen doch einen dritten Modus am wahrscheinlichsten zu machen, nämlich den, dass das Ei-Centrosoma als ein rudimentäres Organ, das in gewissen Eiern ganz zu fehlen scheint, an den weiteren Entwickelungsvorgängen gar keinen Anteil nimmt, vielmehr die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich durch Teilung des Sperma-Centrosoma entstehen. Ich werde auf diese Anschauung, die ich auch heute noch für gewisse Fälle aufrecht halte, unten zurückkommen und gehe nun sogleich zur Besprechung desjenigen Falles über, für den die Schicksale von Ei- und Sperma-Centrosoma bis jetzt am genauesten erforscht worden sind. Wir verdanken die Aufklärung dieser

---

[1]) Wenn also Fol (1891, 118) behauptet, es habe sich bei meinen Ausführungen nur um Vermutungen, nicht um „gesehene Dinge" gehandelt, so kann ich nur annehmen, dass er meine Arbeiten nicht gelesen hat.

Verhältnisse einer vorzüglichen, leider in sehr wenig ansprechendem Ton geschriebenen Arbeit von Fol (1891, 118), die sich auf die Befruchtung des Seeigel-Eies bezieht. Schon vor Fol hatte R. Hertwig (1888, 57) durch Anwendung pathogener Agentien unzweifelhaft dargethan, dass neben dem fertig ausgebildeten, ruhenden Eikern ein Centrosoma vorhanden ist, das unter Umständen sogar zu einer selbständigen Weiterentwicklung (Teilung) angeregt werden kann. Desgleichen konnte aus der schon von O. Hertwig (1875, 50) beschriebenen Wanderung der Spermastrahlung gegen den Eikern hin mit voller Sicherheit entnommen werden, dass sich das Spermacentrosoma dem Eikern anlegt. Wenn es also auch Fol zum ersten Mal gelang, diese beiden Centralkörperchen, die man bisher meist aus ihrer Strahlung erschliessen musste, stets klar sichtbar zu machen,

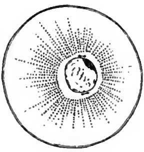


Fig. 3.

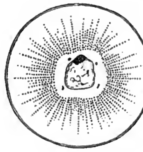


Fig. 4.

so betrifft das wesentlich Neue in seinen Untersuchungen doch erst das gegenseitige Verhalten derselben. Er zeigte, dass sich, während Ei- und Spermakern zum ersten Furchungskern verschmelzen, das Sperma-Centrosoma dem Ei-Centrosoma[1]) gegenüber in der Nachbarschaft der Kernmembran aufstellt (Fig. 3), worauf jedes der beiden Körperchen sich teilt. Die Hälften eines jeden rücken nach entgegengesetzten Richtungen auseinander (Fig. 4), so dass ein Stadium erreicht wird, wo die vier Körperchen wie die Ecken eines Quadrats zu einander angeordnet sind. Nun kommt es zwischen jedem Abkömmling des Ei-Centrosoma und dem mit ihm auf der gleichen Seite des Furchungskerns gelegenen Teilstück

[1]) Die Fol'sche Terminologie: Ovocentrum, Spermocentrum und Astrocentrum kann ich nicht zweckmässig finden. Denn erstens handelt es sich in den Centrosomen um körperliche Gebilde, um Zellenorgane, für die der vage Ausdruck „Centrum“ ganz unpassend ist, und zweitens besteht kein Grund, eine Unterscheidung zwischen Spermo- und Ovocentrum einerseits, Astrocentrum andererseits zu machen, da ja die ersteren auch Astrocentren waren.

des Spermacentrosoma zu einer Annäherung (Fig. 5 und 6), und schliesslich zur Verschmelzung, womit die Polkörperchen der Spindel hergestellt sind. Gleichzeitig vollziehen sich auch andere Entwickelungsprozesse. Während der Verschmelzung von Ei- und Spermakern entsteht um beide ein kugeliger Hof homogenen Protoplasmas, das wahrscheinlich dem von mir im Ascaris-Ei unterschiedenen „Archoplasma“ entspricht. Diese Aureole, in welcher das Ovo- und Sperma-Centrosoma ihre Lage haben (Fig. 3, 4), ändert, wenn deren Teilstücke sich zu entgegengesetzten Polen des Kerns bewegen, seine Form und zieht sich diesen Polen entsprechend zu zwei Zipfeln aus (Fig. 5). Schliesslich wandelt sich jede Hälfte der Aureole in den bekannten „Aster“ um, zwischen denen sich die Chromosomen des ersten Furchungskernes zur Äquatorialplatte anordnen (Fig. 6). Das

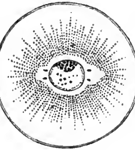


Fig. 5.

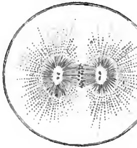


Fig. 6.

Hauptresultat der Fol'schen Untersuchungen lässt sich also dahin zusammenfassen, dass die beiden Polkörperchen der ersten Furchungsspindel zur einen Hälfte vom Centrosoma des Eies, zur andern von dem des Spermatozoon abstammen. Ob dieser Effekt stets in der von Fol angegebenen Weise erreicht wird, darf wohl einstweilen bezweifelt werden. Denn da in's Seeigelei das Spermatozoon an jeder beliebigen Stelle einzudringen vermag, und der Spermakern sich dann stets auf dem kürzesten Weg gegen den Eikern hinbewegt, so muss auch der Fall eintreten können, dass sich das Sperma-Centrosoma gerade der Stelle des Eikerns nähert, wo das Ei-Centrosoma seine Lage hat. Ob auch in diesem Fall die beiden Körperchen zunächst nach entgegengesetzten Seiten des Kerns auseinanderweichen, um dann die von Fol beschriebene „Quadrille“ aufzuführen, muss fraglich bleiben.

Noch zweifelhafter aber scheint es mir zu sein, ob das von Fol für das Seeigelei festgestellte Verhalten für alle Eier giltig ist. So glaube

ich auf Grund meiner Untersuchungen am Ascaris-Ei (1887, 18, 1888, 20) mit Bestimmtheit behaupten zu dürfen, dass hier zum mindesten nicht genau dieselben Verhältnisse bestehen können. Die Polkörperchen der Spindel sind von Anfang an einheitlich und scheinen aus einem einfachen Centrosoma durch Teilung zu entstehen. Woher dieses letztere stammt, konnte ich nicht mit Sicherheit eruieren. Es könnte ja aus der Verschmelzung eines Ei- und eines Sperma-Centrosoma entstanden sein, so dass prinzipiell die gleichen Verhältnisse vorlägen, wie im Seeigel-Ei. Allein es zeigt sich bei Ascaris die auffallende Erscheinung, dass an der Teilungsfigur, durch deren Vermittelung das Ei entsteht, gar keine Centrosomen vorhanden sind, so dass also, allem Anschein nach, ein Ei-Centrosoma hier überhaupt fehlt. Und so sehe ich nach wie vor keine andere Möglichkeit, als die, die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich auf ein Sperma-Centrosoma zurückzuführen. Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte Vejdovsky (1888, 99) bei seinen wertvollen Untersuchungen über die Befruchtung und Teilung des Eies von einem Ringelwurm (Rhynchelmis), in denen er unabhängig von van Beneden und mir die Persistenz und Teilung der Centrosomen erkannte. Vejdovsky konstatierte eine vollkommene Rückbildung des Ei-Centrosoma, so dass auch mit den besten optischen Hilfsmitteln keine Spur mehr von demselben nachweisbar ist. Die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel entstehen auch nach seinen Beobachtungen ausschliesslich durch Teilung des Sperma-Centrosoma, und zwar konnte er feststellen, dass dieses sich schon zu einer Zeit teilt und die Polkörperchen der Spindel liefert, wo Ei- und Spermakern noch weit von einander entfernt sind. Wenn man also auch annehmen wollte, Vejdovsky habe das Ei-Centrosoma zunächst übersehen, so lässt sich doch kaum eine Möglichkeit dafür denken, wie dasselbe sich noch nachträglich am Aufbau der aus dem Sperma-Centrosoma entstandenen von mächtigen Astern umgebenen Polkörperchen beteiligen sollte. Auch hat Vejdovsky (1891, 134) noch ganz neuerdings seine Angaben Fol gegenüber aufrecht erhalten.

Die Angelegenheit erscheint also noch keineswegs vollkommen geklärt. Eines dürfen wir wohl behaupten, dass nämlich der von Fol beschriebene Modus — vielleicht unter der Modifikation, dass Ei- und Sperma-Centrosoma direkt verschmelzen — das primitivste Verhalten vorstellt. Denn wir wissen ja, dass sich ursprünglich, bei den einzelligen Organismen, zwei vollkommen gleichwertige Zellen im Befruchtungsakt vereinigen. Allein wie sich diese beiden Zellen später im allgemeinen nach verschiedenen Richtungen differenziert haben und speziell dahin, dass fast das gesamte für die erste Embryonalzelle bestimmte Protoplasma im

Ei enthalten ist, während der protoplasmatische Anteil des Spermatozoon nahezu gleich Null ist, so lässt sich wohl umgekehrt annehmen, dass im Ei das Centrosoma einer allmählichen Rückbildung anheimfällt, wogegen dasjenige des Spermatozoon entsprechend erstarkt, so dass es schliesslich die Teilungsvorgänge des befruchteten Eies allein beherrscht.

Wir haben im Vorstehenden die aus der Vereinigung von Ei- und Samenzelle entstandene erste Embryonalzelle bis zu jenem Stadium verfolgt, wo sich eine reguläre karyokinetische Teilungsfigur mit zwei von ihren Astern umgebenen Polkörperchen und einer aus den Chromosomen zusammengesetzten Äquatorialplatte ausgebildet hat; bis zu einem Punkt also, wo sich die erste Embryonalzelle in nichts mehr von irgend einer anderen in Teilung begriffenen Zelle unterscheidet. Damit können wir den Befruchtungsakt als vollendet ansehen und denselben definieren als die Gesamtheit jener Vorgänge, durch welche sich aus den Organen von Ei- und Samenzelle eine typische zur Teilung bereite Zelle aufgebaut hat. Und wir können nunmehr dazu schreiten, die Vorstellungen zu betrachten, zu denen die Wissenschaft auf Grund der gewonnenen Resultate, über das Wesen der **Befruchtung** und **Vererbung** gelangt ist.

Zu diesem Zwecke ist es nötig, zwischen diesen beiden Problemen scharf zu unterscheiden. Unter Befruchtung versteht man allgemein die Anregung zur Entwickelung. Sowohl die Samenzelle ist für sich allein ausser Stande, einen neuen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, als auch, mit Ausnahme der als Parthenogenese bezeichneten Fälle die Eizelle. Erst durch das Zusammentreten beider entsteht eine entwickelungsfähige Zelle. Dringen wir tiefer und fragen wir, was ist Entwickelung? so lautet die Antwort: in ihrer Grundlage nichts anderes als eine fortgesetzte Zellteilung. Wir werden also Befruchtung definieren können als diejenige gegenseitige Ergänzung von Ei- und Samenzelle, durch welche die Teilungsfähigkeit der ersten Embryonalzelle und ihrer Abkömmlinge hergestellt wird. — Dass nun durch diesen Teilungsprozess nicht ein regelloser Zellenhaufen entsteht, sondern dass der sich bildende Zellenkomplex eine ganz bestimmte Gestalt annimmt, dass sich die einzelnen Zellen in einer ihrer Örtlichkeit genau entsprechenden Weise spezialisieren, kurz, dass sich aus dem befruchteten Ei ein Organismus entwickelt, der das vollkommene Abbild seiner Eltern darstellt, dies ist Vererbung.

Gehen wir zunächst auf dieses letztere Problem ein, so müssen wir gestehen, dass wir über das eigentliche Wesen der Vererbung noch gänzich im Unklaren sind. Wie die Eigenschaften eines fertigen vielzelligen

Organismus in eine bestimmte Struktur seiner Geschlechtszellen zusammengefasst sein können und wie diese Struktur wiederum sowohl für alle Formgestaltungen des sich entwickelnden Gesamtzellenkomplexes wie für die spezifische Ausbildung der einzelnen Zellen massgebend sein kann, davon vermögen wir uns heute kaum eine Vorstellung zu bilden. Es wird wohl der in erster Linie von Roux methodisch begründeten Entwickelungsmechanik die Aufgabe zufallen, in dieses dunkle Gebiet die ersten Vorstösse zu machen, und es dürfte sich dabei zeigen, dass hier ein viel verwickelteres Problem vorliegt, als man gegenwärtig vielfach anzunehmen scheint.

Nur in einem Punkt bewegen wir uns nach fast allgemeiner Ansicht bereits auf einem ziemlich sicheren Boden, nämlich hinsichtlich der Frage, an welche Bestandteile von Ei- und Samenzelle die elterlichen Qualitäten geknüpft sind, in welcher Weise diese „Vererbungsträger" in der ersten Embryonalzelle vereinigt und wie sie von hier auf alle Zellen des neuen Organismus übertragen werden. Von zahlreichen Autoren nämlich ist die Anschauung vertreten und begründet worden, dass es die Kerne und speziell die Chromosomen des Eies und des Spermatozoon seien, denen allein eine vererbende Kraft zukäme, wogegen die Beschaffenheit des Protoplasmas auf die Gestaltung des neuen Organismus ohne Einfluss sei. Schon in der Formulierung, die O. Hertwig in seiner grundlegenden ersten Abhandlung (50) seinen Resultaten gab, ist diese Auffassung angedeutet; ja schon viel früher hatte Keber (1853, 62), freilich auf Grund unrichtiger Beobachtungen den Satz aufgestellt: „Die Ähnlichkeit der Kinder mit den Eltern muss vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich materiell erklärt werden, weil in dem kindlichen Orgnismus nachweislich eine innige Vermischung der von beiden Eltern herstammenden Zellkerne stattgefunden hat".

Allein erst vom Jahre 1884 an kam diese Angelegenheit zu lebhafterer Diskussion, nachdem einerseits die oben besprochene epochemachende Abhandlung E. van Beneden's (5) über die Befruchtung des Spulwurm-Eies erschienen war, andererseits Nägeli seine „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre" (1884, 79) veröffentlicht hatte. In diesem hervorragenden Werk trägt der erste Abschnitt den Titel: „Idioplasma als Träger der erblichen Anlagen". Ausgehend von den, besonders auf botanischem Gebiet, seit langer Zeit auf's genaueste studierten Vererbungserscheinungen und von theoretischen Erwägungen geleitet, gelangte Nägeli zu der Forderung, dass in jeder Zelle eines Organismus ein Gegensatz bestehen müsse zwischen zwei an Menge und Qualität sehr verschiedenen Plasmaarten, von denen die eine, eben das Idioplasma, in

ihrer Molekular-, bezw. Micellarstruktur gewissermassen die Lebensformel dieses bestimmten Individuums enthält, während die andere, das an Menge weit überwiegende gewöhnliche Plasma, die Lebensfunktionen der Zelle zu verrichten hat und hierin von der spezifischen Beschaffenheit des Idioplasma bestimmt wird. Nägeli legte seinen Ausführungen keinen von den damals bekannten Zellbestandteilen zu Grunde, vielmehr behandelte er das Idioplasma wie eine unsichtbare Substanz und hielt es für das wahrscheinlichste, dass dieselbe in Form eines Netzwerkes von einer Zelle zur anderen den ganzen Organismus durchziehe. Erst Strasburger (97) und O. Hertwig (53), denen sich bald darauf unabhängig Kölliker (64) und Weismann (104) anschlossen, fügten den theoretischen Begriff des Idioplasma mit den auf dem Gebiet der Befruchtung und Zellteilung gewonnenen thatsächlichen Errungenschaften zusammen und gelangten übereinstimmend zu dem Resultat, dass das Nägeli'sche Idioplasma in der chromatischen Substanz des Zellkernes zu erkennen sei. Seitdem haben sich eine grosse Zahl von Forschern (vergl. spez. Hensen, 1885, 48 und Weigert, 1887, 102) in diesem Sinne ausgesprochen.

Das Raisonnement, welches allen diesen „Vererbungstheorien“ zu Grunde liegt, lässt sich kurz folgendermassen zusammenfassen: „Die Eigenschaften, die der Vater auf das Kind überträgt, müssen im Spermatozoon enthalten sein, begründet in dessen Molekularstruktur. Sie können, wie besonders Nägeli schlagend nachweist, unmöglich durch einen chemischen Vorgang übertragen werden, sondern nur das geformte Plasma mit seiner unverrückbaren Molekular-Anordnung kann eine so ganz bestimmte Kombination von Kräften bedingen, wie sie der Vererbung und Entfaltung der kleinsten individuellen Merkmale entsprechen. Also daran kann kein Zweifel bestehen: das ganze oder ein Teil von dem festgefügten Plasma der Samenzelle muss ein vollständiges, gleichsam in die Sprache der Moleküle übersetztes Abbild von dem ganzen Wesen des Vaters, soweit dieses auf das Kind übergehen soll, enthalten. — Wie ist es nun im Ei? Das Ei ist dem Spermatozoon an Masse ausserordentlich, in vielen Fällen mehr als millionenfach überlegen. Und doch sehen wir, dass die Mutter auf die Konstitution des Kindes nicht im geringsten mehr Einfluss hat als der Vater. Das ist ja durch tausendfältige Erfahrung im Tier- und Pflanzenreich, speziell am Menschen, völlig sichergestellt. Besonders bei der Erzeugung von Bastarden zwischen stark verschiedenen Formen tritt es so recht deutlich hervor, wie die Organisation des Kindes gerade eine Mittelstellung einnimmt zwischen der der Eltern, und von Pflanzenbastarden berichtet der Botaniker Gärtner, dass es ganz gleichgiltig sei, ob man von der einen Form das Ei nimmt, von der anderen den Pollen, oder um-

gekehrt: die Bastarde gleichen sich vollkommen, sie sind nicht voneinander zu unterscheiden[1]).

Das winzige Spermatozoon vermag also seine Eigenschaften dem ihm an Masse oft so ungeheuer überlegenen Ei mit solcher Gewalt aufzuprägen, dass dagegen die eigenen Qualitäten des Eies nur eben noch mit gleicher Stärke aufzukommen vermögen. Und daraus ergiebt sich als der Kardinalpunkt der ganzen Betrachtung, als das Moment, welches den Schritt von der Theorie zur Beobachtung vermittelt, der wichtige Schluss: Es kann wohl von der gewaltigen Masse des Eies nur ein ganz geringer Bruchteil die mütterlichen Anlagen repräsentieren, ein Teil nicht grösser als der Spermakopf, der die väterlichen Qualitäten in die erste Embryonalzelle einführt. Man muss also im Ei und. nach der Analogie, in jeder Zelle einen Gegensatz annehmen zwischen zwei an Menge sehr ungleichen Plasmaarten, die sich zueinander verhalten wie der Baumeister etwa zu den Steinen, aus denen er baut; man muss einen spezifischen Charakter bestimmenden Bestandteil in der Zelle postulieren, der das übrige Plasma auf Grund der ihm innewohnenden Molekularstruktur beherrscht. Ein Kriterium aber, um nach diesem „Idioplasma" zu suchen, bietet, auf Grund obiger Erwägungen, der Befruchtungsvorgang. Diejenigen Teile von Ei- und Samenzelle, welche einander äquivalent sind, welche in ihrer Substanz übereinstimmen und einander an Menge gleichkommen, müssen den Vererbungsträger darstellen. Dieser Forderung genügen, wie wir gesehen haben, nur die Chromosomen, diese aber auch in so vollkommener Weise, wie es die Theorie nur wünschen kann".

Es ist hervorzuheben, dass diese Auffassung der Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf das Kind mit allem, was wir über die Lebenserscheinungen des Zellkernes wissen, im besten Einklang steht. Vor allem aber ist es die karyokinetische Zellteilung mit ihrer minutiösen Halbierung des Chromatins und der hiergegen abstechenden dem Zufall anheimgegebenen Verteilung des Protoplasma, welche den vorgetragenen Anschauungen die höchste Wahrscheinlichkeit verleiht.

Ich suchte später die Frage experimentell zu lösen (1889, 21). Anknüpfend an eine höchst wertvolle Entdeckung von O. und R. Hertwig (1887, 56), dass man reife Seeigel-Eier durch längeres Schütteln in Stücke zerfällen kann, von denen eines den Kern enthält, während die anderen kernlos sind, und dass sich solche kernlose Stücke befruchten lassen und sich auch teilen, konnte ich zunächst feststellen, dass derartig befruchtete

[1]) Eine auffallende Ausnahme von dieser Regel machen allerdings die Bastarde zwischen Pferd und Esel.

kernlose Fragmente sich unter günstigen Bedingungen zu Zwerglarven entwickeln, welche in ihrer Gestalt vollkommen mit den normalen aus ganzen Eiern entstandenen Larven übereinstimmen und ebenso lang wie diese am Leben erhalten werden können. Diese Thatsache, auf welche unten noch zurückzukommen sein wird, benutzte ich nun zu folgendem Versuch:

Ich wählte zwei Seeigel-Arten: Echinus microtuberculatus und Sphärechinus granularis, welche sich bastardieren lassen und dabei in ihren Larvenformen sehr beträchtlich voneinander abweichen. Bastardiert man Eier von Sphärechinus granularis mit Samen von Echinus microtuberculatus, so entsteht eine ganz typische Bastardlarvenform, welche zwischen den beiden elterlichen Formen genau in der Mitte steht und eine neue durchaus charakteristische Form darstellt, welche mit keiner der beiden elterlichen Larven verwechselt werden kann. Wenn man dagegen die Sphärechinus-Eier vor dem Zusetzen des Echinus-Samens zerschüttelt, so dass neben intakten Eiern auch Bruchstücke und zwar einesteils kernhaltige, andernteils kernlose vorhanden sind, so ist das Resultat ein wesentlich anderes: Die grossen aus ganzen Eiern entstandenen Larven zeigen ausnahmslos die typische Bastardform; die gleiche Form trifft man an dem weitaus grösseren Teil der Zwerglarven; ein kleinerer Teil der letzteren aber ist nach dem reinen Echinus-Typus, also der rein väterlichen Form gebaut. Und da diese letzteren Larven überdies bedeutend kleinere Kerne besitzen, als diejenigen, welche aus sicherlich kernhaltigen Eiern hervorgegangen sind, so war der Schluss unabweisbar, dass dieselben aus kernlosen Eibruchstücken entstanden waren. Daraus folgerte ich aber, dass das Eiprotoplasma keine Vererbungskraft besitzt, dass dieselbe vielmehr ausschliesslich im Eikern ihren Sitz haben müsse.

Gegen diesen Versuch sind verschiedene Einwände erhoben worden, die hier um so weniger unerwähnt bleiben dürfen, als ich ihre Berechtigung zum Teil selbst anerkennen muss. Man hat zunächst hervorgehoben, dass das Experiment deshalb nicht vollkommen beweiskräftig sei, weil es mir nicht möglich gewesen war, isolierte kernlose Fragmente von Spärechinus-Eiern bei Besamung mit Echinussperma zur Entwickelung zu bringen. Denn wie ich hervorgehoben hatte, gelingt die Bastardbefruchtung zwischen Echinus-Samen und Sphärechinus-Eiern nur in einer sehr geringen Zahl von Fällen und gerade an den von mir isolierten Stücken kam eine Befruchtung nicht zustande. Allein so wünschenswert es auch wäre, durch derartige Zuchtversuche mit isolierten Eifragmenten ein vollkommen unzweifelhaftes Resultat zu erzielen, so wüsste ich doch nicht, wie man die von mir erhaltenen oben kurz mitgeteilten Ergebnisse anders als ich es

gethan habe, deuten wollte. Ich muss dabei noch einen weiteren Einwand zur Sprache bringen, der zwar meines Wissens nirgends in Publikationen hervorgetreten, mir aber durch mündliche Mitteilungen bekannt geworden ist, dass nämlich verschiedene Forscher meinen Versuch nachgemacht und gefunden hätten, dass die entstehenden Larvenformen gar nicht charakteristisch genug seien, um die angeregte Frage überhaupt entscheiden zu können. Dem gegenüber habe ich zu bemerken, dass zwischen den von mir studierten Larven genau die angegebenen scharfen Unterschiede vorhanden waren und dass speziell die Larven, auf die sich meine Schlussfolgerung gründete, genau jene typischen und charakteristischen Formen darboten, die ich in meinem Aufsatz abgebildet habe. Es ist richtig, dass bei den Schüttelversuchen zumal aus sehr kleinen Fragmenten und aus solchen, die bei Beginn der Entwickelung unregelmässige Gestaltung besitzen, oft sehr seltsame und asymmetrische Missbildungen hervorgehen, die auf eine der drei von mir abgebildeten Formen nicht mit Sicherheit zurückgeführt werden können. Allein ich habe selbstverständlich solche abnorme Fälle gänzlich aus dem Spiele gelassen und nur diejenigen Larven berücksichtigt, welche sich als normal entwickelt zu erkennen gaben.

Wenn ich somit das Resultat meiner Versuche an sich, dass nämlich aus kernlosen Fragmenten von Sphärechinus-Eiern, wenn sie mit Echinus-Samen befruchtet werden, rein väterliche Larven hervorgehen, vollkommen aufrecht erhalten muss, so fragt es sich, ob auch die Deutung, die ich diesem Resultat gab, stichhaltig sei: dass nämlich das Eiprotoplasma eine vererbende Kraft nicht besitze und diese Kraft somit nur in dem Kerne enthalten sein könne. Denn auch gegen diese Deutung sind jüngst Bedenken erhoben worden, einerseits von Verworn[1]), andererseits von Bergh[2]). Was die Ausführungen des ersteren anlangt, so gestehe ich, dass ich auf einen derartigen Einwand nicht gefasst gewesen bin. Verworn meint nämlich, kurz gesagt, dass das kernlose Eifragment gar nicht mehr als lebendes Protoplasma anzusehen sei und dass es auch nicht als solches an der Entwickelung teilnehme, vielmehr diene dasselbe nur dem eindringenden Spermatozoon als Nährmaterial, werde von diesem sozusagen aufgefressen. So sei die Zelle, welche nun die Entwickelung beginnt, nicht ein befruchtetes Ei, dem der Eikern fehlt, sondern eine riesig angewachsene Samenzelle, von der es ganz naturgemäss sei, dass sie einer rein väterlichen Larvenform Entstehung gebe. Ja der Verfasser hält es auf

[1]) Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflüger's Archiv. 1892

[2]) Bergh, Kritik einer Hypothese von der Übertragung der erblichen Eigenschaften. Zoolog. Anz. 1892.

Grund dieses Gedankenganges bezeichnender Weise sogar für aussichtsvoll, „dass es einmal gelingen kann, auch auf einem geeigneten künstlichen Nährboden, der den natürlichen Bedingungen entspricht, Spermatozoën zur Entwickelung zu veranlassen.“ Diese sonderbare Deutung meiner Versuche kann ich mir nur dadurch erklären, dass der Verfasser noch niemals den Befruchtungsvorgang an einem Seeigel-Ei im Leben verfolgt haben muss. Denn wer diesen Prozess einmal gesehen hat, weiss, dass das Protoplasma eines Eies, an dem eine normale, monosperme Befruchtung zustande kommen soll, seine vollste Lebensfähigkeit besitzen muss, die sich ja auch auf's Deutlichste in der nach dem Eindringen des Spermatozoon stattfindenden Kontraktion, in der Bildung der Dotterhaut, wie nicht minder in der strahligen Anordnung der Protoplasmateilchen etc ausspricht. Es ist also klar, dass bei meinen Versuchen das Eiprotoplasma durch den Verlust des Eikernes nicht im geringsten alteriert ist und dass der Spermakern sich zu ihm ganz genau ebenso verhält, wie bei einer normalen Befruchtung. Das heisst: er tritt direkt in organische Beziehung zum Eiprotoplasma und stellt sofort im Verein mit demselben eine lebenskräftige und entwickelungsfähige Zelle dar. Das ist ja das Specifische bei diesem Experiment, 'dasjenige, was durch künstliche Versuche gar nicht nachgeahmt werden kann, dass der Spermakern dem Eiprotoplasma nicht als Fremdkörper gegenübertritt, sondern dass er sich — sit venia verbo — sofort in demselben zu Hause fühlt, als sei er von jeher mit ihm verbunden gewesen. Ich muss demnach die Einwürfe Verworn's als gänzlich haltlos zurückweisen. — Nicht unbegründet ist dagegen ein von Bergh vorgebrachter Einwand. Er legt seinen Auseinandersetzungen die oben besprochenen Resultate Fols zu Grunde und kommt dabei zu folgendem Schluss: Das Ei des Seeigels enthält neben dem Kern ein Centrosoma, dessen Teilstücke sich mit den Derivaten des Sperma-Centrosoma zu den Polkörperchen der ersten Furchungs-Spindel vereinigen und von denen man annehmen kann, dass sie sich auf alle Zellen des werdenden Organismus forterben. Wenn nun durch Schütteln von einem Ei ein kernloses Stück abgetrennt wird, so fehlt diesem nicht nur der Eikern, sondern auch das Centrosoma, und wenn sich sonach auch nachweisen lässt, dass das Protoplasma des Eies keine Vererbungskraft besitzt, so darf diese Fähigkeit nun nicht einfach als ausschliessliches Privilegium dem Kern vindiziert werden, sondern es bleibt die Möglichkeit offen, dass auch das Centrosoma, ja selbst dieses allein den Vererbungsträger repräsentiert. — Wenn Bergh sich wundert, dass ich diese Konsequenz ausser Acht gelassen habe, so übersieht er hiebei, dass ich auf Grund des damals vorliegenden Beobachtungsmaterials der Überzeugung war, dass das Centrosoma des Seeigels als ein rudimen-

täres Organ sich an der Entwickelung des Embryo gar nicht beteilige. Nachdem Fol diese Meinung als irrtümlich nachgewiesen hat, teile ich vollkommen Bergh's Standpunkt und erkenne also an, dass auf Grund meiner Versuche sowohl der Kern als auch das Centrosoma des Eies als Träger der mütterlichen Qualitäten in Frage kommen könne. Allerdings halte ich es für ziemlich unwahrscheinlich, dass dem Centrosoma eine solche Bedeutung wirklich zukommt. Denn einerseits ist uns die Funktion dieses Zellenorgans als des Teilungsorgans bekannt und es liegt kein Grund vor für die Annahme, dass es ausser dieser mechanischen Leistung noch andere zu erfüllen hätte. Andererseits ist aber nach den oben erwähnten Beobachtungen von mir und Vejdovsky anzunehmen, dass es Eier giebt, deren Centrosoma in der That nicht an der Embryonal-Entwickelung teilnimmt, wo also doch nur der Kern als alleiniger Träger der zu vererbenden mütterlichen Qualitäten in Betracht käme. Doch es wird nach meiner Überzeugung ein Experiment geben, um auch diese Frage mit Sicherheit zu entscheiden.

Gehen wir nun über zu dem Problem der Befruchtung (in dem oben definierten Sinn), so stehen sich hier noch sehr verschiedenartige Meinungen gegenüber. O. Hertwig hatte zuerst die Befruchtung definiert als Verschmelzung von Ei- und Spermakern, eine Auffassung, die trotz anfänglichen Widerspruches doch bald zu sehr allgemeiner Geltung gelangt ist. Auch in der Theorie der Befruchtung und Vererbung (1884, 53), ist diese Anschauung durchgeführt und das Nukleïn oder Chromatin, der Träger der vererbbaren Eigenschaften, auch als der Befruchtungsstoff bezeichnet. Wesentlich die gleiche Stellung nehmen die Brüder Hertwig auch später ein. Gegen diese „Verschmelzungstheorie“ führte nun im Jahre 1884 van Beneden (5) seine oben referierten Resultate an Ascaris an, bei denen Eikern und Spermakern, ohne zu verschmelzen, sich selbstständig zur Teilung vorbereiten. Er hielt damit die Hertwig'sche Theorie für widerlegt und stellte nun seinerseits eine Hypothese auf, die Waldeyer (1888, 101) als nukleare Ersatztheorie bezeichnete und die in kurzen Worten Folgendes will: Die Kerne aller Zellen des Körpers sind hermaphrodit, zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich. Dieser Hermaphroditismus wird hergestellt im Ei durch die Zusammenführung eines männlichen und weiblichen Kernes (Vorkernes) und erbt sich von hier auf alle Zellen des Körpers fort, jedoch mit einer Ausnahme: die reifen Samenzellen enthalten bloss männliche, die reifen Eizellen bloss weibliche Kernsubstanz. Durch gewisse Vorgänge nämlich bei der Ovogenese und Spermatogenese, Vorgänge, über deren Bedeutung wir unten zu sprechen haben werden, sollten nach van Beneden aus den Samenzellen die weib-

blichen, aus den Eizellen die männlichen Kernbestandteile ausgestossen werden. Damit sind dann die ersteren zu rein männlichen, die letzteren zu rein weiblichen Zellen geworden, die die Kraft verloren haben, sich selbständig zu entwickeln, vielmehr hiezu einer Ergänzung bedürfen, eben der Befruchtung. Ich glaube nicht, dass heutzutage noch eine Widerlegung dieser Hypothese, die niemals einen thatsächlichen Stützpunkt hatte, notwendig ist.

Gegen diese nuklearen Befruchtungstheorien erhoben sich öfter Stimmen mit der Mahnung, dass man doch auch das Protoplasma bei der Befruchtung nicht vernachlässigen dürfe; allein irgend etwas Positives in dieser Hinsicht kam nicht zu Tage.

Eine von den herrschenden Theorien sehr wesentlich abweichende Auffassung der Befruchtung sprach ich 1887 (18) aus. Meine Ausführungen enthielten einen positiven und einen negativen Teil. Im letzteren suchte ich darzuthun, dass das, was man bis dahin so allgemein als den eigentlichen Befruchtungsakt angesehen hatte: die in der ersten Embryonal-Zelle hergestellte Vereinigung oder Verschmelzung von Ei- und Spermakern, dass diese Erscheinung mit der Befruchtung an sich gar nichts zu thun habe. Das entwickelungsfähige Ei brauche wohl eine gewisse Menge einer spezifischen Kernsubstanz; allein ob diese aus einem Eikerne oder dem ihm gleichwertigen Spermakerne oder aus beiden stamme, dies sei für die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit ganz ohne Belang. Hiefür kommen vielmehr, wie ich glaubte nachweisen zu können, das Protoplasma und die Centrosomen in Betracht. Das Spermotozoon besitzt alle zur Entwickelung nötigen Qualitäten, Kern und Centrosoma, nur fehlt ihm das Protoplasma, in welchem diese Organe ihre Thätigkeit entfalten können. Das Ei umgekehrt besitzt Kern und Protoplasma, ihm aber fehlt das Centrosoma oder das vorhandene ist zu schwach, um die Teilungsvorgänge in Bewegung setzen zu können. Durch die Vereinigung von Ei- und Samenzelle ergänzt jede von beiden den Defekt der anderen und so entsteht das entwickelungsfähige Ei, die erste Embryonalzelle.

Diese Hypothese, mit welcher die später (1888), aber gänzlich unabhängig geäusserten Ansichten Vejdovsky's (99) vielfach übereinstimmen und der sich auch Henking (1891, 123) mit gewissen Modifikationen angeschlossen hat, ruht einerseits auf den Erfahrungen über die Rolle der Centrosomen bei der Zellteilung und über ihr Verhalten bei der Befruchtung, worüber oben das Wichtigste gesagt worden ist; andererseits aber gründet sie sich auf eine Anzahl von **Experimenten,** deren Besprechung an dieser Stelle eingeschaltet werden soll.

Schon oben war kurz von der pathologischen Polyspermie an Seeigel-Eiern die Rede und von den Agentien, durch welche man künst-

lich Polyspermie hervorrufen kann. Bei unseren gegenwärtigen Betrachtungen interessieren uns nun die Schicksale, welche die in mehrfacher Zahl in ein Ei eingedrungenen Spermatozoën hier erleiden. Fol (1883, 38) und vor allem die Brüder Hertwig (1887, 56) haben diese Vorgänge mit grosser Genauigkeit verfolgen können; da jedoch ihre Untersuchungen noch in die Zeit vor der Entdeckung der Centrosomen-Individualität fallen, konnten die Erscheinungen vielfach nicht jene einfache und klare Deutung erfahren, die wir ihnen auf Grund dieser Erkenntnis jetzt geben müssen. Es wird deshalb erlaubt sein, die Resultate der genannten Forscher sogleich in dieser neuen Fassung darzulegen.

Der einfachste Fall der Polyspermie ist die Dispermie: das Eindringen zweier Spermatozoën. Man kann den Verlauf einer solchen dispermen Befruchtung kurz dahin charakterisieren, dass jeder der beiden Spermaköpfe sich so verhält, als wenn er der einzige wäre. Das Centrosoma eines jeden erzeugt eine Protoplasmastrahlung, es rückt mit seinem Kerne gegen den Eikern und so vereinigt sich dieser nun mit beiden Spermakernen. Was mit den Centrosomen geschieht, konnte nicht genau ermittelt werden. Sicher ist nur, dass in allen Fällen, wo zwei Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen, eine karyokinetische Figur mit vier als Ecken eines Quadrats zueinander gestellten Polen auftritt. Woher stammen diese vier Polkörperchen? Es kann besonders auf Grund der unten zu besprechenden Experimente kaum einem Zweifel unterliegen, dass sich jedes der beiden Spermacentrosomen in zwei Hälften spaltet, die sich voneinander entfernen, so dass also vier rein männliche Tochter-Centrosomen geschaffen sind, die man wohl mit den späteren vier Polkörperchen der karyokinetischen Figur indentifizieren möchte. Allein hiebei erhebt sich die Frage, was denn aus dem Eicentrosoma wird. Teilt sich dieses wie bei der normalen Befruchtung in zwei Hälften, die nun je nach der zufälligen Situation mit zweien der vier männlichen Tochter-Centrosomen verschmelzen? Oder teilt sich das Eicentrosoma in vier Stücke, sodass jedes männliche Centrosoma einen weiblichen Partner findet und sonach die vier Polkörperchen aus je einem männlichen und weiblichen Teile zusammengesetzt sind? Ich glaube, dass diese letztere Möglichkeit ohne weiteres ausgeschlossen werden kann, und so bliebe nur die erstere übrig, falls man nicht gar annehmen will, dass sich das Eicentrosoma in dem vorliegenden Falle überhaupt nicht an den Entwickelungsprozessen beteiligt. Jedenfalls erscheinen die vier Polkörperchen der karyokinetischen Figur vollkommen gleichwertig. Die aus dem ersten Furchungskern hervorgehenden Chromosomen werden je nach ihrer zufälligen Lagerung in der Mitte zwischen je zwei Polkörperchen zu Äquatorialplatten angeordnet;

dann rücken die vier Centren, jedes mit einer Anzahl Tochterchromosomen auseinander und es grenzt sich um jedes der vierte Teil des Eies zu einer Tochterzelle ab. Das Ei teilt sich also simultan in vier Furchungskugeln. Selenka (1878, 94) glaubt beobachtet zu haben, dass aus solchen disperm befruchteten Eiern normale Larven hervorgehen können und wenn auch diese Angabe noch durch genauere Versuche einer Bestätigung bedarf, so ist doch theoretisch die normale Entwickelung disperm befruchteter Eier sehr wahrscheinlich.

Wenn nun mehr als zwei Spermatozoën in ein Ei eindringen, so ereignet es sich meistens, dass nicht alle Spermaköpfe gegen den Eikern hinrücken und ihre Kerne an der Bildung des ersten Furchungskernes teilnehmen lassen, sondern es bleibt einer oder der andere Spermakopf isoliert und entwickelt sich selbständig weiter. Diese isolierten Spermaköpfe sind von besonderem Interesse. Ein jeder vermag eine selbständige karyokinetische Figur zu erzeugen, indem sein Centrosoma durch Teilung zwei Polkörperchen liefert, zwischen denen sich die Chromosomen zur Äquatorialplatte anordnen. Und damit ist wenigstens das Eine bewiesen, dass die Abkömmlinge des Sperma-Centrosoma auch ohne die Verschmelzung mit Derivaten des Eicentrosoma reguläre Polkörperchen liefern können. Die Vorgänge, die sich am ersten Furchungskern abspielen, sind ganz entsprechend den oben für den Fall der Dispermie betrachteten. Treten zwei Spermaköpfe mit dem Eikerne in Kontakt, so entsteht die vierpolige Figur, sind es drei, so bilden sich sechs Pole, und es kann meines Erachtens, obgleich hierüber ganz bestimmte Angaben nicht vorliegen, nicht zweifelhaft sein, dass die Zahl der am ersten Furchungskern auftretenden Pole stets doppelt so gross ist, als die Zahl der mit dem Eikern verschmolzenen Spermakerne. Ganz allgemein aber glaube ich für die Polyspermie im Seeigel-Ei folgendes Gesetz aufstellen zu können: Jedes Spermatozoon führt ein Centrosoma in's Ei ein; jedes dieser Spermacentrosomen teilt sich hier nach einiger Zeit in zwei Hälften, welche mit Hilfe der in ihrem Umkreis entwickelten Aster den bekannten richtenden Einfluss auf die Chromosomen gewinnen und also als „Polkörperchen" fungieren. Es bestehen also genau doppelt so viel Polkörperchen, als Spermatozoën eingedrungen sind. Je nach der zufälligen Lagerung dieser Körperchen zueinander und zu den Kernen entstehen die mannigfaltigsten Kombinationen von Teilungsfiguren, die zu höchst barocken Zellteilungen führen, die aber für unsere Betrachtungen kein weiteres Interesse haben. Das Wichtige an den mitgeteilten Thatsachen ist vielmehr dies, dass dieselben keine Erscheinung enthalten, die man auf eine Beteiligung des Ei-Centrosoma an den geschilderten Entwickelungsprozessen beziehen könnte. Der Verlauf

ist unter allen Umständen so, als träten nur die Spermacentrosomen in Aktion und es mag nun vielleicht begreiflich erscheinen, wie ich früher eben auf Grund dieser Thatsache die Ansicht aufstellen konnte, dass dem Seeigel-Ei ein Centrosoma fehle oder, wenn vorhanden, nur als rudimentäres Organ zu betrachten sei. Auch heute halte ich diese letztere Anschauung trotz der von Fol aufgedeckten Vorgänge bei der normalen Befruchtung des Seeigel-Eies noch nicht für widerlegt. Denn es könnte sehr wohl die Beteiligung des Ei-Centrosoma an der Konstituierung der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel eine phylogenetische Reminiscenz sein, der eine physiologische Bedeutung nicht mehr innewohnt.

Hierfür spricht ein zweites Experiment, hinsichtlich dessen gleichfalls den Brüdern Hertwig (1887, 56) das Hauptverdienst zukommt. Als diese Forscher Seeigel-Eier, um dieselben mechanisch zu alterieren, in Reagenzröhrchen mit wenig Wasser längere Zeit schüttelten, fanden sie, dass infolge dieser Erschütterung ein Teil der Eier in Stücke zerfällt, von denen eines den Kern enthält, während die anderen kernlos sind. Und es zeigte sich weiter, dass diese kernlosen Stücke so gut wie die kernhaltigen sich befruchten lassen und dass sich ein lebhafter Furchungsprozess an ihnen abspielt. Ich selbst konnte später nachweisen — und darauf beruhen ja die oben erwähnten Bastardierungsversuche —, dass sich solche kernlose Eifragmente von genügender Grösse bei monospermer Befruchtung und unter günstigen Bedingungen zu Zwerglarven entwickeln, welche in ihrem Aussehen und in ihrer Lebensfähigkeit mit den normalen Larven vollkommen übereinstimmen. Hier ist es also sicher, dass sich an der Entwickelung ausschliesslich das Spermacentrosoma beteiligt; denn das Ei-centrosoma, das ja dem Eikern dicht benachbart ist, muss mit diesem entfernt sein und so ist der Beweis geliefert, dass das Spermacentrosoma für sich allein zu einer normalen Entwickelung ausreichend ist. Freilich muss es dabei noch fraglich bleiben, ob auch in einer Protoplasmamasse von der Grösse eines ganzen Eies das Spermacentrosoma allein genügt. Es wäre denkbar, dass dasselbe nur in Eifragmenten, wie es die durch Schütteln erhaltenen sind, einer Vereinigung mit dem Ei-Centrosoma entraten könne, dass dagegen in Eiern von normaler Grösse die von Fol entdeckte Verbindung zwischen beiden bezw. deren Derivaten unerlässlich sei. Berücksichtigt man jedoch, dass die durch Schütteln hergestellten Bruchstücke von sehr verschiedener Grösse sind und dass bei erfolgter monospermer Befruchtung sich die kleinen wie die grossen ganz gleichmässig normal entwickeln, so scheint mir die Ansicht immer noch begründet zu sein, dass das Spermacentrosoma auch im normalen Ei imstande wäre, für sich allein die Teilungsvorgänge in regulärer Weise einzuleiten

und durchzuführen. Doch die Entscheidung hierüber muss weiterer Forschung vorbehalten bleiben.

Viel unzweideutiger ist das in Rede stehende Experiment nun nach einer anderen Seite. Es beweist, dass der Eikern für die Entwickelung entbehrlich ist und also bei der Befruchtung keine aktive Rolle spielt. Der Spermakern besitzt für sich allein alle Qualitäten, um als erster Furchungskern zu fungieren und die Kerne eines normal sich entwickelnden Organismus aus sich hervorgehen zu lassen.

Dass umgekehrt auch der Eikern einen ersten Furchungskern abgeben kann und der Spermakern für die Entwickelung entbehrlich ist, dies glaube ich durch ein anderes Experiment, gleichfalls an Seeigel-Eiern, bewiesen zu haben (1888, 19). Führt man nämlich eine Befruchtung aus, nachdem sich die Geschlechtsprodukte vorher unter gewissen abnormen Bedingungen befunden haben, so ereignet es sich, dass von dem eingedrungenen Spermakopf nur das Centrosoma gegen den Eikern wandert, der Kern dagegen wie gelähmt in der Peripherie liegen bleibt. Am Eikerne spielen sich nun ganz die gleichen Vorgänge ab, wie sonst an einem regulären Furchungskern. Es entstehen zwei Polkörperchen, die nach Auflösung des Eikernes die Chromosomen desselben als Äquatorialplatte zwischen sich nehmen. Darauf folgt eine normale Teilung des Eies in die zwei primären Furchungszellen, deren Kerne rein mütterlichen Ursprunges sind. Die eine Zelle enthält aber überdies den gelähmten Spermakern. Im einfachsten Fall tritt dieser nun hier in die Entwickelung ein, er verschmilzt mit dem Kern seiner Furchungskugel und die Entwickelung geht normal weiter. In anderen Fällen bleibt der Spermakern bis zum Vier- oder Achtzellen-Stadium isoliert und vereinigt sich erst dann mit dem Kerne der Furchungszelle, in welche er zufällig zu liegen kam. Dass alle derartigen Eier sich normal weiter entwickeln, konnte ich bis zum Blastulastadium direkt verfolgen, später aber mit nahezu vollkommener Sicherheit daraus erschliessen, dass bei dem Versuche eine so grosse Menge normaler Larven entstanden war, dass dieselben unmöglich auf den geringen Prozentsatz normal befruchteter Eier zurückgeführt werden konnten. — Dieses Resultat bildet ein fast vollkommenes Gegenstück zu dem des vorhergehenden Experiments. Nehmen wir den Fall, wo der Spermakern auf dem Zweizellenstadium an den weiteren Entwickelungsvorgängen teilzunehmen beginnt, so enthält der aus einem solchen Ei hervorgehende Embryo in den Zellen seiner einen Körperhälfte ausschliesslich weibliche (mütterliche) Kernsubstanz; das vollkommene Fehlen von väterlicher Kernsubstanz stört die Entwickelung nicht im geringsten. Es muss daraus geschlossen werden, dass die Anwesenheit des Spermakernes bezw. von dessen Abkömmlingen auch in der anderen Körper-

hälfte entbehrlich wäre und dass der Spermakern schon im Ei fehlen könnte, ohne dass dadurch der normale Entwickelungsverlauf im mindesten alteriert würde. Das Befruchtende am Spermatozoon ist das Centrosoma, welches ja bei dem in Rede stehenden Versuch sich ganz ebenso verhält wie sonst; der Spermakern ist bei Anwesenheit eines Eikernes für die Entwickelung entbehrlich.

Fasse ich alle diese Thatsachen zusammen, so glaube ich den gegenwärtigen Stand unserer Einsicht in das Befruchtungsproblem folgendermassen charakterisieren zu können. Es herrscht wohl vollkommene Einigkeit darüber, dass die Befruchtung, wie wir sie bei den höheren Tieren und Pflanzen kennen, aus der Kopulation zweier Zellen abzuleiten ist, die einander vollkommen gleichwertig waren, gleichwertig in Bezug auf ihr Protoplasma, ihre Kerne und ihre Centrosomen. Später trat die geschlechtliche Differenzierung in Eizellen und Samenzellen ein. Von dieser Differenzierung blieben ihrem Wesen nach unberührt die Kerne; denn wenn auch der Kern eines Spermatozoon von dem eines Eies zunächst wesentlich verschieden zu sein scheint, so zeigen sich doch beide, wenn sie sich unter gleichen Bedingungen in der ersten Embryonalzelle gegenüberstehen, nicht nur in ihrem Aussehen und in ihren Schicksalen völlig gleich, sondern sie dokumentieren überdies ihre völlige Gleichwertigkeit dadurch, dass jeder für sich allein imstande ist, den ersten Furchungskern zu vertreten. So beschränkt sich also die geschlechtliche Differenzierung auf das Protoplasma und die Centrosomen. Das Protoplasma wird in der Eizelle angehäuft, dagegen in der Samenzelle fast gänzlich rückgebildet, so dass es für manche Spermatozoën zweifelhaft ist, ob dieselben nach ihrer vollen Ausbildung überhaupt noch ein indifferentes Protoplasma besitzen. Auf diese Weise wird dem Spermatozoon die Fähigkeit zu selbständiger Teilung und Entwickelung genommen; dasselbe bedarf hierzu der Ergänzung durch das Ei, genauer gesagt, durch das Eiprotoplasma. Aber auch die Eizelle ist — abgesehen von der Parthenogenese — für sich allein nicht entwickelungsfähig, und hier scheint diese Unfähigkeit im ursprünglichsten Fall auf einer Schwächung des Centrosoma zu beruhen, welches für sich allein nicht mehr im Stande ist, die Teilungsvorgänge in Bewegung zu setzen, sondern einer Ergänzung durch das Sperma-Centrosoma bedarf. Dieser Fall ist im Seeigel-Ei verwirklicht, wenn auch hier, nach den oben aufgeführten Thatsachen, die Schwächung des Ei-Centrosoma bereits eine so weitgehende ist, dass dem Sperma-Centrosoma offenbar ein ausserordentlich überwiegender Anteil an dem Teilungsvorgang zukommt, ja dass es zweifelhaft erscheint, ob dasselbe nicht ganz allein imstande wäre,

die Teilungsprozesse zu dirigieren. Damit käme aber dem Ei-Centrosoma nur noch die Bedeutung eines rudimentären Organes zu; seine Verschmelzung mit dem Sperma-Centrosoma wäre eine blosse phylogenetische Reminiscenz. Wir würden dann auf diesem Weg sehr leicht zu jenen extremen Fällen gelangen, wo, wie bei Ascaris und Rhynchelmis, ein Ei-Centrosoma allem Anschein nach überhaupt nicht vorhanden ist, vielmehr die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel und so die aller folgenden Teilungsfiguren ausschliesslich vom Sperma-Centrosoma abstammen.

Ich glaube nun, dass diese Auffassung der Befruchtung nicht allein mit der Anschauung, dass Ei- und Spermakern die alleinigen Vererbungsträger seien, im besten Einklang steht, sondern dass sie sich auch auf's schönste den Vorstellungen anschliesst, welche über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung zu immer allgemeinerer Geltung gelangen. Wie noch jetzt die bildliche Anwendung des Wortes „Befruchtung" zeigt, ist darunter ursprünglich eine Auffrischung, eine Belebung verstanden worden, ähnlich, wie wir ein Saatfeld durch den Regen „befruchtet" werden lassen. Von dieser Vorstellungsweise, die zu einer Zeit entstand, wo man über die Natur der Zeugungsstoffe und ihr gegenseitiges Verhältnis noch ganz im Dunkeln war, konnte man sich nur schwer losmachen und begnügte sich zunächst damit, sie der zunehmenden Einsicht in die Zeugungsvorgänge entsprechend umzugestalten. Man nahm an, dass, wenn aus einer Zelle durch successive Teilungen eine grosse Zahl von Nachkommen hervorgiengen, schliesslich einmal eine Generation käme, die erschöpft und nicht mehr teilungsfähig sei und infolge dessen zu Grunde gehen müsse. Eine Weiterexistenz für eine solche senile Zelle sei nur dann möglich, wenn dieselbe sich mit einer anderen entsprechenden vereinige. Durch diesen Akt, der eben die Befruchtung ist, trete eine gegenseitige Neubelebung, eine Verjüngung des Verschmelzungsproduktes ein, die dieses befähige, nun abermals eine gewisse Zahl von Nachkommen aus sich hervorgehen zu lassen, die dann ihrerseits wieder der Verjüngung bedürftig wären.

So viel gegen diese Anschauung geltend gemacht werden kann, so wenig lässt sich zu ihren Gunsten sagen. Denn es ist in keiner Weise einzusehen, wie durch Verschmelzung zweier Zellen an diesem Produkt eine Eigenschaft erzielt werden könnte, die die konjugierenden Zellen für sich allein nicht zu gewinnen im Stande wären. Nur in einer Hinsicht kann die Verschmelzung zweier Zellen etwas nur auf diese Weise mögliches Neues liefern, nämlich dadurch, dass sie die individuellen Eigenschaften der beiden konjugierenden Zellen vereinigt und zu einer Resultante von bestimmter Qualität kombiniert.

Und in der That, diese Qualitätenkombination ist es, in der man heutzutage die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung erkennen zu müssen glaubt. Vermischung der individuellen Eigenschaften zweier Organismen in einem einzigen: Amphimixis, wie Weismann (1891, 135), einer der eifrigsten Vorkämpfer dieser Anschauung, die Individuenmischung nennt, das wäre der Zweck sowohl der Konjugationsvorgänge der einzelligen, wie der Befruchtungsprozesse der vielzelligen Organismen; alles andere aber, was die geschlechtliche Fortpflanzung charakterisiert, wäre nur Mittel, um diesen Zweck zu erreichen. Wir werden im Laufe unserer Betrachtungen noch mancher Erscheinung begegnen, welche dieser Auffassung zur kräftigsten Stütze gereicht, und ich glaube nicht zu irren, wenn ich behaupte, dass die grosse Mehrzahl der Forscher, so Strasburger, Weismann, Nussbaum, O. und R. Hertwig, Nägeli, Hatschek, Maupas u. A. diesen Standpunkt einnehmen.

In dieser Weise angesehen, erscheinen nun die Zeugungsvorgänge in einem ganz anderen Licht als früher. Das Befruchtungs-Problem vor allem sinkt zu einer Frage von untergeordnetem Interesse herab. Denn wir betrachten ja die Fortpflanzungszellen nicht mehr als senile Zellen, die sich gegenseitig verjüngen, sondern nehmen umgekehrt an, dass dieselben ursprünglich für sich allein befähigt waren, den neuen Organismus zu bilden, wie wir dies an den sogenannten Parthenogonidien der Flagellaten-Kolonien noch heute beobachten können. Dass später diese Fähigkeit verloren geht, dies erscheint uns nur als eine Einrichtung, um der Individuenmischung zu dienen. Kann doch diese Vermischung nur dann zu einem regulären Gebrauch werden, wenn zwei Fortpflanzungszellen an ihrer selbständigen Entwickelung verhindert und behufs Einleitung der Entwickelungsprozesse auf ihre gegenseitige Vereinigung angewiesen werden. So bildet sich in den Fortpflanzungszellen eine Hemmung aus, wie es schon Joh. Müller genannt hat, und zwar so, dass diese Zellen zu zweierlei Arten (Eizellen und Samenzellen) spezialisiert werden, in der Weise, dass jede Art mit einer spezifischen Hemmung behaftet wird, so dass die eine genau das Supplement der anderen vorstellt.

Es sind sicherlich sehr verschiedene Modi denkbar, wie die zusammengehörigen Ei- und Samenzellen in reciproker Weise spezialisiert sein könnten, und somit könnte die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit der ersten Embryonalzelle auf einer sehr verschiedenartigen gegenseitigen Ergänzung von Ei- und Samenzelle beruhen. Ja es ist a priori gar nicht auszuschliessen, dass es eine blosse chemische Substanz im Spermatozoon sein könnte, die in's Ei verbracht, diesem die Entwickelungsfähigkeit verleihen würde. Allein nach den oben referierten Erfahrungen scheinen,

soweit wir bis jetzt urteilen können, die postulierten Hemmungseinrichtungen, wenigstens für das Tierreich überall wesentlich die gleichen zu sein. Und zwar dürften sich dieselben wohl ausgebildet haben im Anschluss an eine andere Gegensätzlichkeit zwischen den zwei Arten von Sexualzellen, die man gewöhnlich im Auge hat, wenn man von geschlechtlicher Differenzierung spricht. Ich meine die schon oben kurz berührte Arbeitsteilung, welche den Eizellen die Aufgabe zuweist, das gesamte Nährmaterial für den werdenden Organismus in sich aufzuspeichern, wogegen den Spermatozoën durch Kleinheit, Beweglichkeit und Menge die Rolle der aufsuchenden Elemente zufällt. Wie gesagt, scheinen die in den Zeugungszellen vorhandenen Hemmungsvorrichtungen an diese letztere Spezialisierung anzuknüpfen. Dem Spermatozoon ist durch seine Kleinheit die Entwickelungsfähigkeit genommen, seine Hemmung besteht also im Protoplasmamangel; eine weitere ist nicht mehr nötig und scheint auch nicht dazuzukommen. Im Ei aber bildet sich die Hemmung an dem supplementären Teil, dem Centrosoma, aus, das geschwächt oder gänzlich rückgebildet wird, um durch das Sperma-Centrosoma ergänzt oder ersetzt zu werden. Es soll damit nicht gesagt sein, dass nebenher nicht auch noch andere Hemmungseinrichtungen bestehen könnten. Man braucht nur an jene Eier zu erinnern, wo der Ablauf der sogenannten Reifungsvorgänge (s. u.) an das Eindringen des Spermatozoon gebunden ist, wo also das unreife Ei eine ihrer Natur nach noch ganz unbekannte Hemmung besitzt, die durch das Spermatozoon gehoben wird, um zu erkennen, dass hier zum Teil komplizierte und noch recht dunkle Verhältnisse obwalten.

Vollkommen entsprechend der herrschenden Ansicht über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung ist es nun endlich, wenn wir zu dem Resultat gekommen sind, dass die Vereinigung oder Verschmelzung von Ei- und Spermakern in der ersten Embryonalzelle für die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit von keiner Bedeutung ist. Denn wenn wir als den Zweck der geschlechtlichen Fortpflanzung die Qualitätenkombination zweier Individuen in einem einzigen ansehen und wenn wir andererseits als das Substrat dieser Qualitäten die Kerne von Ei- und Samenzelle betrachten, so begreifen wir, dass diese Kerne, bezw. ihre Chromosomen, an der Differenzierung zwischen Ei und Spermatozoon sich nicht beteiligen, dass sie nicht ihrer gegenseitigen Ergänzung bedürfen, um das Ei entwickelungsfähig zu machen, sondern dass sie als funktionell vollkommen gleichwertige, nur individuell verschiedene Bildungen in der ersten Embryonalzelle einfach addiert werden. Ihre Vereinigung ist nicht die Bedingung,

sondern der Zweck der Befruchtung. Und in diesem Sinn ist noch heute der Satz richtig, in den O. Hertwig die Resultate seiner ersten grundlegenden Untersuchungen zusammenfasste, dass das Wesentliche an der Befruchtung die Vereinigung von Ei- und Spermakern sei.

Ich bin im Vorstehenden von der gewöhnlichen Darstellungsweise, welche zuerst die Ausbildung der Zeugungsstoffe und sodann deren Verschmelzung im Befruchtungsakt behandelt, abgewichen und habe umgekehrt die Vereinigung von Ei- und Samenzelle zur ersten Embryonalzelle an den Anfang gestellt, um die Ovo- und Spermatogenese nachfolgen zu lassen. Ich glaube, dass etwaige Nachteile, die diese Anordnung mit sich bringt, von den Vorteilen derselben weit aufgewogen werden. Denn manche Vorgänge in der Entwickelungsgeschichte der Geschlechtszellen müssen unverständlich bleiben, wenn man nicht vorher das Ziel kennt, auf welches sie lossteuern, und wenn man nicht überhaupt mit jener Einsicht in die Bedeutung der einzelnen Zellenorgane an sie herantritt, welche erst durch die Kenntnis der Befruchtungsvorgänge geschaffen worden ist.

Die erste Frage, die sich aufdrängt, wenn wir in dem sich bildenden Organismus nach dem frühesten Auftreten von Zellen forschen, welche die Geschlechtszellen des fertigen Organismus aus sich hervorgehen lassen und welche demnach als **Urgeschlechtszellen** bezeichnet werden können, ist die, ob sich wohl in der Struktur und der Bildungsweise dieser Zellen Eigentümlichkeiten nachweisen lassen, welche dieselben von Anfang an zu den übrigen Zellen des Körpers, den gewebebildenden oder somatischen Zellen, in einen Gegensatz treten lassen.

Vor allem müssen wir dabei der chromatischen Kernsubstanz unsere Aufmerksamkeit schenken. Denn wenn wir diese Substanz als die Trägerin der elterlichen Qualitäten und somit als den Charakter-bestimmenden Bestandteil der ersten Embryonalzelle ansehen, werden wir die Vorstellung nicht umgehen können, dass die spezifische Ausbildung, welche die einzelnen Zellen-Arten des sich entwickelnden Organismus erfahren, durch spezifische Veränderungen in der ihnen zugeteilten chromatischen Kernsubstanz bedingt ist. Man mag diese Differenzierung in der extremen Weise auffassen, wie es Weismann (104) thut, der für jede Zellen-Art des Körpers ein ganz spezifisch ausgebildetes „Kernplasma" postuliert, oder mehr nach Art von Naegeli (79), Kölliker (65), de Vries (100) und O. Hertwig (55), die bei der Annahme eines in allen Zellen des Körpers vorhandenen gleichartigen Idioplasmas den spezifischen Charakter der einzelnen Zellen-Arten dadurch bestimmt werden lassen, dass hier

diese, dort jene Anlage der Kernsubstanz zu besonderer Wirkung gelangt; — über die Annahme einer gesetzmässigen Spezialisierung der chromatischen Substanz, die auch in letzterer Annahme liegt, wird man nicht hinwegkommen. Und so wird man auch einen besonderen Gegensatz zwischen der chromatischen Substanz der Sexualzellen und jener aller somatischen Zellen des Körpers annehmen müssen, in der Weise, dass man in den Geschlechtszellen im Vergleich zu den somatischen Zellen ein indifferentes Kernplasma (Keimplasma Weismann's) zu erwarten hätte. Dieser Gegensatz wird naturgemäss sehr gering sein bei den niedersten vielzelligen Organismen und desgleichen bei den meisten Pflanzen, wo einzelne Gewebstücke, ja oft einzelne Zellen im Stande sind, den ganzen Organismus zu regenerieren, er wird grösser sein bei den höheren Tieren; ganz fehlen aber wird er nie; denn sein Vorhandensein muss aus der Anschauung, dass die Kernsubstanz den Charakter der Zelle bestimmt, mit Notwendigkeit gefolgert werden.

Es wäre jedoch hier nicht der Ort, derartige theoretische Betrachtungen anzustellen, wenn dieselben nicht eine thatsächliche Grundlage hätten. Es giebt einen Fall, — allerdings erst einen einzigen — in dem sich nicht nur ein höchst auffallender Unterschied zwischen der chromatischen Substanz der Geschlechtszellen und jener aller somatischen Zellen nachweisen lässt, sondern wo auch die Ausbildung dieses Gegensatzes von den ersten Stadien der Furchung an verfolgt und als ein sehr merkwürdiger Prozess erkannt werden konnte. Es war wieder der Pferdespulwurm — das klassische Objekt der modernen Zellenforschung —, der wie in so vielen anderen Fragen, so auch in dieser den ersten Aufschluss gewährte (Boveri 1887, 16a, 1890, 22).

Um die Vorgänge, um die es sich hier handelt, leichter verständlich zu machen, erlaube ich mir hier zum erstenmal einige etwas schematisierte Abbildungen zu denselben zu geben. Der besseren Übersicht wegen habe ich den Zeichnungen jene seltenere Varietät des Pferdespulwurms zu Grunde gelegt, welche dadurch charakterisiert ist, dass das befruchtete Ei anstatt vier Chromosomen deren nur zwei besitzt, eines im Spermakern, eines im Eikern. Abgesehen von diesem Unterschied der Chromosomenzahl sind alle Entwickelungsvorgänge bei beiden Varietäten genau die gleichen. So verläuft also zunächst die erste Teilung genau so, wie sie oben geschildert wurde; jede der beiden primären Furchungszellen erhält ein väterliches und ein mütterliches Chromosoma. In Figur 7 ist dieses zweizellige Stadium dargestellt und zwar in dem Moment, wo jede Zelle im Begriff ist, sich abermals zu teilen. In jeder Zelle ist eine Teilungs-

figur ausgebildet, die dem Beschauer den einen Pol zukehrt; aus jedem Kern sind wieder zwei lange fadenförmige Chromosomen mit keulenförmig angeschwollenen Enden hervorgegangen und haben sich zur Äquatorialplatte gruppiert. Während aber in der rechten Zelle diese Chromatinfäden ganz den Charakter bewahrt haben, den die beiden Chromosomen des befruchteten Eies darboten, zeigen sie in der linken Zelle ein wesentlich anderes Aussehen. Hier sind von jedem Chromosoma die verdickten Enden abgestossen und der mittlere dünne Fadenabschnitt ist im Begriff, sich in eine grosse Anzahl sehr kleiner Körner zu segmentieren. Die Bedeutung dieses eigentümlichen Prozesses ergiebt sich aus dem weiteren Verlauf: nur die kleinen Chromatinkörnchen beteiligen sich an der weiteren Entwickelung, die grossen Endabschnitte sind dem Untergang bestimmt. Dies zeigt sich alsbald daran, dass nur die ersteren sich in je zwei Tochterelemente spalten, während die letzteren ungeteilt bleiben. Man überzeugt sich hiervon am besten auf einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, wie ein solches in Figur 8 dargestellt ist. Im Vergleich zu Figur 7 sind die beiden Furchungszellen um ihre gemeinsame Achse um 90° gedreht, sodass sich die Teilungsfiguren nun in seitlicher Ansicht präsentieren. In der rechten Zelle sind zwei reguläre Tochtergruppen, jede aus zwei langen fadenförmigen Tochterchromosomen bestehend, gebildet. Ein hiervon ganz verschiedenes Bild gewährt die linke Zelle. Auch hier sind chromatische Tochterplatten entstanden. Allein sie bestehen nur aus einer grossen Zahl winzig kleiner Chromatinkörnchen — den Hälften der in Figur 7 dargestellten Körnchen — wogegen die verdickten Fadenenden der Figur 7 nach wie vor in der Äquatorialebene der Spindel angetroffen werden. Der weitere Verlauf ist sehr einfach (Fig. 9): aus der rechten Furchungszelle

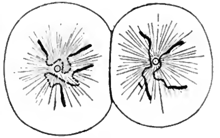


Fig. 7.

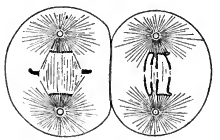


Fig. 8.

entstehen zwei Tochterzellen mit grossen chromatinreichen Kernen, aus der linken gehen zwei Zellen mit sehr kleinen äusserst schwach färbbaren Kernen hervor. Die abgestossenen Chromatinbrocken gelangen je nach Zufall in die eine oder andere Tochterzelle, sie runden sich ab (Fig. 9 u. 10), zerfallen zum Teil oder verschmelzen auch mit einander und werden allmählich resorbiert. — Der nächste Teilungsschritt vom vierzelligen zum achtzelligen Stadium wird durch Figur 10 anschaulich gemacht. In jeder der vier Zellen ist eine Teilungsfigur mit Äquatorialplatte zu sehen, und zwar in den beiden grosskernigen (rechten) Zellen in seitlicher Ansicht, in den beiden kleinkernigen (linken) vom Pol. Betrachten wir zuerst die beiden letzteren Zellen, so ergiebt sich, dass aus ihren Kernen eine Anzahl ganz ebensolcher kleiner Chromatinkörnchen hervorgegangen ist, wie

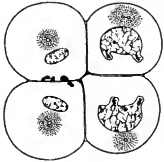


Fig. 9.

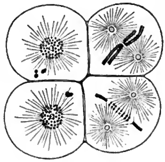


Fig. 10.

solche zur Bildung dieser Kerne geführt haben. Diese Körnchen werden sich nun in der Folge halbieren, die entstehenden Tochterzellen erhalten wieder die gleichen kleinen Kerne und so erben sich diese in ganz gleicher Weise auf alle Abkömmlinge der beiden linken Furchungskugeln der Figur 10 fort. Verhalten sich somit diese beiden Zellen ganz gleichartig, so bildet sich dagegen zwischen den beiden rechten nun die gleiche Differenz aus, die wir vorhin zwischen den primären Furchungszellen konstatieren konnten. Die Äquatorialplatte der oberen Zelle besteht aus zwei typischen in Spaltung begriffenen Chromatinfäden, die der unteren wird aus eines Anzahl kleiner gleichfalls zur Teilung vorbereiteter Körnchen und vier grossen peripheren ungeteilten Stücken gebildet, von denen in der Figur 10 nur zwei zu sehen sind. Hier hat sich also genau der gleiche Prozess vollzogen, wie an den Chromosomen der in Figur 7 abgebildeten linken Zelle des zweizelligen Stadiums, und man kann hieraus

schon entnehmen, wie das achtzellige Stadium beschaffen sein muss. Aus der rechten oberen Zelle der Figur 10 entstehen zwei grosskernige Tochterzellen, aus den zwei linken Furchungskugeln, wie oben berichtet, vier kleinkernige; und zwei ganz ebensolche gehen aus der rechten unteren Zelle hervor, um sich auch in der Folge ganz wie jene vier zu verhalten. — Da sich nun bei der Teilung des Achtzellen-Stadiums zwischen den beiden grosskernigen Zellen die beschriebene Differenzierung in ganz identischer Weise wiederholt und der Differenzierungsprozess auch fürderhin in ganz gleichem Rhytmus weiter geht, genügt es, die folgende Entwickelung und das schliessliche Resultat an einem einfachen Schema in Form eines

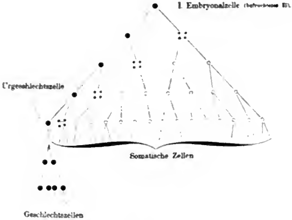


Fig. 11.

Stammbaums zu erläutern (Fig. 11). Dabei soll überall der schwarze Kreis eine Zelle mit grossem ursprünglichem, aus zwei Chromosomen aufgebauten Kern bedeuten, der kleine weisse Kreis eine Zelle mit kleinem reduzierten Kern. Der von vier schwarzen Punkten umgebene weisse Kreis bedeutet eine Zelle, in welcher die Chromosomenreduktion zu Stande kommt. Was wir oben an dem natürlichen Verlauf bis zum Achtzellen-Stadium erkannt haben, das tritt nun an dem Schema noch viel klarer hervor. Die ursprüngliche Kernkonstitution des befruchteten Eies erbt sich, gleichsam wie ein Recht der Erstgeburt nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder auf die eine u. s. w. fort, während in der jeweilig anderen Tochterzelle das Chromatin zum Teil degeneriert, zum Teil umgeformt wird, sodass alle von diesen Seitenzweigen ausgehenden Nachkommen kleine reduzirte

Kerne erhalten. So setzt sich der Differenzierungsprozess durch das Blastula- und Gastrulastadium fort; wie oft er sich wiederholt, lässt sich genau nicht angeben, es ist dies auch sehr nebensächlich. Auf einem bestimmten Stadium hört dann die Reduktion auf. Die grosskernige Zelle teilt sich nach längerer Ruhe in zwei gleichwertige Zellen, aus denen durch eine lange Succession stets gleichartiger Teilungen schliesslich die Eier oder Spermatozoën hervorgehen; wir dürfen demnach jene Zelle, aus der nur noch Sexualzellen hervorgehen, als Urgeschlechtszelle bezeichnen. Die Gesamtheit der kleinkernigen Zellen dagegen, bezw. der Nachkommen, repräsentieren das „Soma" des Wurms.

Den besprochenen Differenzierungsvorgang im Einzelnen zu deuten, sind wir vorläufig ausser Stande. Wir können nicht sagen, was für Eigenschaften in den Chromosomen-Enden, die nur den Geschlechtszellen reserviert bleiben, in den anderen aber zu Grunde gehen, enthalten sind; ebenso unklar bleibt, was der Zerfall der mittleren Fadenabschnitte in den somatischen Zellen zu bedeuten habe. Nichtsdestoweniger eröffnet uns der Verlauf eine wichtige Erkenntnis. Er zeigt, dass die, besonders von Nussbaum (1880, 80) und Weismann (1885, 104) postulierte Kontinuität der Geschlechtszellen, bezw. Kontinuität der Kernsubstanz der Geschlechtszellen, wenn auch in etwas anderer Weise als diese Forscher sich dachten, wirklich besteht; er beweist zur Evidenz, dass, wenigstens bei Ascaris, alle Zellen jener Reihe, welche vom befruchteten Ei zu den reifen Eiern oder Spermatozoën des neuen Organismus hinführen, den Charakter der „Geschlechtszelle" vom Ei her bewahren, während alle gewebebildenden Zellen von Anfang an zu „somatischen Zellen" gestempelt werden; er überzeugt uns von dem indifferenten Zustand der Geschlechtszellen im Gegensatz zu dem spezialisierten der Gewebezellen. Nicht minder bedeutungsvoll ist er für die oben entwickelte Auffassung von der Bedeutung der Chromosomen. Der erste und lange Zeit einzige Unterschied, den wir zwischen einer Geschlechtszelle und einer somatischen Zelle nachweisen können, beruht auf der verschiedenen Beschaffenheit ihres Chromatins! Gewiss eine schöne Stütze für die Anschauung, dass diese Substanz den Charakter der Zellen bestimmt.

Es wird zu untersuchen sein, ob das für Ascaris megalocephala konstatierte Verhalten auch für andere Organismen Geltung hat. Die Thatsache, dass sich so vielfach, ganz ebenso wie bei Ascaris, die Urgeschlechtszellen von den somatischen Zellen durch grössere und chromatinreichere Kerne unterscheiden, spricht entschieden dafür, dass dieser Gegensatz auch in ähnlicher Weise wie beim Pferdespulwurm zu Stande

kommt. Ob sich dies freilich auch so leicht wie hier wird nachweisen lassen, ist fraglich.

An dieser Stelle mag in Kürze ein Problem berührt werden, das bisher freilich weniger von wissenschaftlicher Seite als von Praktikern in Angriff genommen worden ist, das Problem nämlich, welche Momente denn dafür massgebend sind, dass sich die Abkömmlinge der Urgeschlechtszellen im einen Fall zu Eizellen, im anderen zu Samenzellen ausbilden, oder allgemein gesagt, warum aus einem Ei im einen Fall ein weibliches, im anderen ein männliches Individuum hervorgeht. Soweit wir mit unseren Beobachtungsmitteln erkennen können, sind die Urgeschlechtszellen eines Embryo, aus dem später ein Männchen wird, von denen eines zum weiblichen Typus sich ausbildenden gar nicht zu unterscheiden. Und wenn auch sicherlich, wenigstens in manchen Fällen, schon auf dem in Rede stehenden Stadium über das Geschlecht des sich entwickelnden Embryo entschieden ist, so bezeugt uns die anscheinend vollkommene Gleichheit der männlichen und weiblichen Urgeschlechtszellen doch das Vorhandensein eines ursprünglich sexuell indifferenten Zustandes der Fortpflanzungszellen, der erst durch sekundäre Einflüsse nach der einen oder anderen Richtung bestimmt wird. Diese Erkenntnis, welche mit der oben berührten phylogenetischen Entwickelung des geschlechtlichen Gegensatzes in bester Übereinstimmung steht, ergiebt sich auch aus den Erscheinungen des Hermaphroditismus, wo sich aus einer und derselben Urgeschlechtszelle sowohl Eizellen wie Samenzellen ableiten; sie tritt aber am Klarsten hervor bei jenem abnormen Hermaphroditismus, wo, wie bei Fischen, Amphibien und Krebsen, bei Organismen also, denen regulärer Weise eine strenge Scheidung der Geschlechter zukommt, plötzlich einmal in einem männlichen Individuum mitten im Hoden Eizellen zur Entwickelung kommen, oder umgekehrt in einem Ovarium Spermatozoën, wo also offenbar ganz lokale Ursachen die noch indifferente Geschlechtsdrüse hier zu dieser, dort zu jener Spezialisierung anregen. — Was nun die Natur dieser geschlechtsbestimmenden Ursachen selbst anbelangt, so können wir nur so viel sagen, dass hier bei den verschiedenen Organismen offenbar die allermannigfaltigsten Momente in Betracht kommen, wie dies schon aus dem in den verschieden Tiergruppen so äusserst wechselnden prozentualen Verhältnis zwischen den beiden Geschlechtern geschlossen werden muss. Für die Richtigkeit dieses Satzes genügen einige Beispiele: Es ist seit v. Siebold's und Leuckart's grundlegenden Untersuchungen bekannt, dass bei der Biene, welche sowohl befruchtete, als auch parthenogenetische Eier ablegt,

aus den ersteren ausnahmlos Weibchen, aus den letzteren ebenso ausschliesslich Männchen hervorgehen. Glaubt man dadurch dem Rätsel der Geschlechtsbestimmung etwas näher gekommen zu sein, so wird diese Illusion sofort zerstört durch die Thatsache, dass z. B. bei gewissen Blattwespen gerade umgekehrt die parthenogenetischen Eier zur Bildung von Weibchen führen. — Ein anscheinend völlig anderes Moment ist bei dem eigentümlichen Wurm Dinophilus apatris wirksam, der, entsprechend der sehr verschiedenen Grösse und Gestalt der männlichen und weiblichen Individuen, zweierlei Eier produziert: grosse, aus denen die grossen Weibchen, kleine, aus denen die zwerghaften Männchen hervorgehen (Korschelt, 1887, 66). — Auf abermals vollkommen anderen Ursachen scheint endlich die Geschlechtsbestimmung bei den Rädertieren (Hydatina senta) zu beruhen, für welche Maupas (1891, 126) kürzlich gezeigt hat, dass es der Wärmegrad ist, der für das Geschlecht, und zwar erst für dasjenige der übernächsten Generation, den Ausschlag gibt. — Von einem durchgreifenden die Geschlechtsverhältnisse regulierenden Gesetz kann also sicherlich nicht die Rede sein; welche Momente aber speziell bei den höheren Tieren und beim Menschen massgebend sind, dafür besitzen wir, soweit ich sehe, noch gar keinen Anhaltspunkt.

Wenden wir uns nunmehr zu der eigentlichen **Ovo- und Spermatogenese,** der Entwickelung der Ei- und Samenzellen aus den Urgeschlechtszellen, so muss ich bezüglich vielen feineren Details, speziell für die Wirbeltiere, auf die Abschnitte verweisen, welche den Bau und die Entwickelung der Geschlechtsorgane zum Gegenstande haben. Bei unseren Betrachtungen können nur die allerallgemeinsten Fragen, namentlich aber diejenigen, welche in einem innigeren Verhältnis zu den Befruchtungserscheinungen stehen, Berücksichtigung finden.

Das Gerippe für jede Ovo- und Spermatogenese ist eine, wahrscheinlich für jede Organismenart genau fixierte Anzahl aufeinander folgender Zellteilungen, welche an den Urgeschlechtszellen beginnen und mit der Bildung der reifen Eier und Spermatozoën ihr Ende erreichen. Man sollte erwarten, dass alle diese Teilungen auf karyokinetischem Weg (durch Mitose [vergl. Abschnitt Zelle]) geschehen; denn nirgends scheint uns die peinlichst genaue Übertragung der Kernsubstanz von einer Zellgeneration auf die nächste wichtiger zu sein, als dort, wo es sich um die Bildung jener Zellen handelt, die zur Fortführung der Art bestimmt sind. In der That kann man sich von dem regulären Vorkommen karyokinetischer Teilungen bei der Ei- und Samenbildung leicht überzeugen. Allein daneben liegen gar nicht wenige und von bewährten Forschern herrührenden Angaben vor, dass, wenigstens in der Spermatogenese in

gewissen frühen Zellgenerationen direkte (amitotische) Teilung vorkommt. Besonders La Valette St. George, Nussbaum, Carnoy und seine Schule, Verson, Pictet u. a. haben solche Fälle beschrieben. Sind diese Beobachtungen korrekt, so haben wir es hier mit einer Erscheinung von grosser Wichtigkeit zu thun. Denn wenn in einer Zellengenerationsreihe zwischen lauter karyokinetische Teilungen plötzlich einmal eine direkte Teilung eingeschaltet ist, so muss diese eine ganz besondere Bedeutung haben. Es ist deshalb angezeigt, allen diesen Angaben mit der strengsten Kritik gegenüberzutreten. Eine Täuschung ist nämlich in zweierlei Weise sehr leicht möglich. Einmal wird es oft schwer festzustellen sein, ob Zellen, an denen direkte Teilung zur Beobachtung kommt, wirklich Geschlechtszellen und nicht vielleicht indifferente Stützzellen sind, an denen eine direkte Teilung nichts Auffallendes hätte; überdies ist bekannt, dass vielfach Geschlechtszellen der Degeneration verfallen und es wäre denkbar, dass diese Entartung mit einem Kernzerfall, der als direkte Teilung gedeutet werden könnte, beginnt. Zweitens aber sind die meisten Angaben über amitotische Teilung, wenn sie sich nur auf konservierte Objekte beziehen, deshalb zweifelhaft, weil Präparate mit eingeschnürten ruhenden Kernen selbst dann nicht ohne weiteres im Sinn einer amitotischen Teilung gedeutet werden dürfen, wenn durch eine der Kerneinschnürung entsprechende Teilung des Zellkörpers nachgewiesen werden kann, dass es sich wirklich um eine Teilung handelt (Boveri 1888, 20). — Von diesen Gesichtspunkten aus betrachtet, scheint mir durch keine der vorliegenden Angaben bis in die neueste Zeit herauf das Vorkommen einer direkten Zellteilung in der Spermatogenese wirklich bewiesen zu werden. Ich selbst konnte bei meinen Untersuchungen, speziell an Ascaris, niemals einen Fall direkter Teilung in einer Geschlechtszelle zu Gesicht bekommen. Auch O. Hertwig (1890, 55) berichtet in seiner äusserst sorgfältigen Darstellung der Samenbildung von Ascaris nichts von solchen. Zu dem gleichen Resultat gelangte vom Rath (1891, 131) beim Flusskrebs, wo er zeigte, dass die wirklich vorkommende direkte Teilung nur auf die Stützzellen beschränkt ist, eine Angabe, die ich auf Grund eigener Erfahrungen an dem gleichen Objekt bestätigen kann. Dagegen hat in jüngster Zeit Meves (1891, 127) für die Spermatogonien (siehe unten) des Salamanders unzweifelhaft dargethan, dass hier eine direkte Teilung des Kerns vorkommt, die um so interessanter ist, als Meves über die Mechanik des Teilungsprozesses wichtige Aufschlüsse zu geben vermochte. Ob jedoch die fragliche Amitose wirklich in die Spermatogenese hineingehört und nicht viel mehr einen degenerativen Vorgang darstellt, erscheint zweifelhaft, auch ist es andererseits gar nicht völlig sicher, ob auf die Durchschnürung des Kerns eine Zellteilung folgt.

Und so kann auch diese genaueste Angabe das Vorkommen direkter Teilung im Verlauf der Spermatogenese nicht beweisen. Es darf wohl betont werden, dass ein solches Vorkommen nach allen unseren gegenwärtigen Erfahrungen überhaupt als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden muss. Man versteht nicht, was die karyokinetische Teilung für einen Zweck haben soll, wenn mitten in einer durch Karyokinese entstehenden Zellenreihe eine amitotische Teilung mit ihrer rohen Kerndurchschnürung, die überdies häufig ungleich grosse Tochterkerne liefert, auftritt. Auch ist darauf aufmerksam zu machen, dass in der Spermatogenese die Mitosen, welche jenen angeblichen direkten Teilungen nachfolgen, eine Chromosomenzahl erkennen lassen, die mit der ursprünglichen, in der ersten Embryonalzelle zu beobachtenden Anzahl der chromatischen Elemente übereinstimmt, eine Erscheinung, die nach allem, was wir über die Bedingungen der Konstanz der Chromosomenzahl wissen (Boveri 1888), mit dem Auftreten direkter Teilung ganz unvereinbar zu sein scheint. So glaube ich den Satz vertreten zu können, dass, so weit uns gegenwärtig ein Urteil möglich ist, die ganze Reihenfolge von Generationen, welche vom befruchteten Ei bis zu den reifen Eiern und Spermatozoën hinführen, ausschliesslich durch karyokinetische Teilung auseinander hervorgehen.

Ehe wir nun auf weitere Einzelheiten näher eingehen, wird es zweckmässig sein, eine Vergleichung zwischen Ovo- und Spermatogenese anzustellen, um zu ermitteln, in wieweit die einzelnen Zellen-Generationen, die wir bei der ersteren finden, denen der letzteren entsprechen. Im allgemeinen und auf den ersten Blick scheint in dieser Hinsicht ein sehr geringer Parallelismus zu bestehen. Denn da die meisten Organismen gewiss millionenmal mehr Spermatozoën als Eier produzieren, muss sich im männlichen Geschlecht zwischen die Urgeschlechtszellen und die zur Befruchtung bestimmten Sexualzellen eine viel grössere Zahl von Zellgenerationen einschieben, als im weiblichen. Und wenn man nun die einzelnen hier und dort vorliegenden Generationen, ausgehend von der Homologie der männlichen und weiblichen Urgeschlechtszellen, vergleichen will, möchte man zunächst die Annahme für die wahrscheinlichste halten, dass die reifen Eizellen denjenigen männlichen Sexualzellen entsprechen, welche um die gleiche Generationen-Zahl von der Urgeschlechts-Zelle entfernt sind, wie sie selbst, und dass alle folgenden Teilungen der männlichen Geschlechtszellen im weiblichen Geschlecht nicht vertreten sind.

Die neueren Forschungen haben uns jedoch eines anderen belehrt: gerade die beiden letzten Teilungen der Ovo- und Spermatogenese

entsprechen, wie Platner (1889, 85) zuerst betont hat, einander genau. reifes Ei und Spermatozoon sind die homologen Zellen; die Reihe der bis zur vorletzten Teilung auf einander folgenden Generationen aber ist unter sich gleichwertig und kann zwischen den beiden Geschlechtern nicht Zelle für Zelle, sondern nur im ganzen verglichen werden.

Bei weitem am einleuchtendsten wird die Richtigkeit dieser Homologisiernng wieder bei den Spulwürmern. Hier bestehen vor allem die günstigsten Untersuchungsbedingungen. Die Produktion von Zeugungszellen geht während des ganzen Lebens eines ausgewachsenen Wurms ununterbrochen fort und spielt sich im männlichen wie im weiblichen Geschlecht in unverzweigten, ausserordentlich langen Röhren ab, in der Weise, dass vom blinden Ende der Hoden- oder Ovarialröhre aus ein kontinuierlicher Nachschub von Zellen erfolgt, deren Abkömmlinge, ihrer Generation entsprechend, successive gegen die Geschlechtsöffnung vorrücken, wo schliesslich die ausgebildeten (bereits befruchteten) Eizellen, bezw. die Samenzellen angetroffen werden. So findet man also in jedem zu jeder beliebigen Zeit untersuchten männlichen und weiblichen Individuum alle Stadien der Spermato- bezw. Ovogenese in den minutiösesten Abstufungen vor, und, was nicht weniger wichtig ist, die Aufeinanderfolge der Entwickelungsprozesse braucht nicht, wie an anderen Objekten, durch oft schwierige Kombination festgestellt zu werden, sondern sie ergiebt sich direkt aus der Reihenfolge, in der die einzelnen Stadien in der Geschlechtsröhre aufeinander folgen. Ausserdem ist, im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise die Ei-Produktion bei den Spulwürmern eine so kolossale und es sind ausserdem die Bedingungen für das Zusammentreffen der Eier und Spermatozoën so günstige, dass die Zahl der von einem Männchen gelieferten Spermatozoën die Zahl der von einem Weibchen produzierten Eier verhältnissmässig nur wenig übertreffen dürfte. Endlich ist der Gegensatz zwischen Ei- und Samenzellen infolge der Kleinheit der ersteren und der ausserordentlichen Grösse der letzteren ein viel weniger ausgeprägter, als in irgend einer anderen Tiergruppe. Diese beiden letzteren Umstände bedingen es offenbar, dass bei den Spulwürmern die Ovo- und Spermatogenese so ausserordentlich übereinstimmen, dass schon eine genauere Kenntnis des Objekts dazu gehört, um für den weitaus grössten Abschnitt der Geschlechtsröhre angeben zu können, ob ein Hoden oder ein Ovarium vorliegt. Schon ältere Autoren haben diesen Parallelismus im grossen Ganzen erkannt; ein höchst wesentlicher Fortschritt wurde dann durch die vorzüglichen Untersuchungen von van Beneden (1883, 5), zum Teil gemeinsam mit C. Julin (1884, 6) an Ascaris megalocephala herbeigeführt. Doch konstruierte gerade van

Beneden auf Grund einzelner irrtümlicher Beobachtungen und unhaltbarer theoretischer Vorstellungen (des oben erwähnten Zellen-Hermaphroditismus) einen Gegensatz zwischen Ei- und Samenbildung, der sich als unbegründet erwies. So konnte ich (1890, 22) auf Grund eigener Untersuchungen, speziell mit Rücksicht auf die Kernverhältnisse, den Satz aufstellen, dass sich bei den Spulwürmern Ei- und Spermabildung bis in's kleinste Detail entsprechen, und zu dem gleichen Resultat gelangte kurz darauf O. Hertwig (1890, 55), der die Vergleichung der Ei- und Samenbildung beim Pferdespulwurm zum Gegenstand einer eigenen, sehr dankenswerten Untersuchung gemacht hat.

Unter diesen Umständen wird es gerechtfertigt sein, auch in dieser Frage Ascaris als Paradigma zu wählen und den hier bestehenden Verhältnissen das an anderen Objekten Gefundene anzuschliessen. Beginnen wir mit der Spermatogenese des Spulwurms, so können wir dieselbe nach dem Vorgang von van Beneden und Julin zweckmässiger Weise in drei Etappen einteilen, denen drei spezifische Abschnitte der Hodenröhre entsprechen. Der oberste Abschnitt ist die Keimzone (O. Hertwig). Hier findet man in dem äusserst dünnen, fadenförmigen, blinden Ende einen gleichmässigen Protoplasmastrang, in dem sich zahlreiche Kerne, aber keine Zellgrenzen nachweisen lassen. Dieses „Keimlager“ ist durch successive Teilung des Kerns der Urgeschlechtszelle ohne entsprechende Teilung des Protoplasma entstanden. Erst weiter unten grenzt sich um die einzelnen Kerne ein Protoplasmahof ab, so dass wir jetzt von Zellen sprechen können, die nach der von La Valette St. George (71—74), einem um die Erforschung der Spermatogenese sehr verdienten Forscher, eingeführten Terminologie als **Spermatogonien** zu bezeichnen sind. Diese Spermatogonien trifft man nun in äusserst reger karyokinetischer Teilung an und es lässt sich gar nicht abschätzen, wie viele Abkömmlinge aus jeder ursprünglichen Spermatogonie hervorgehen. Denn die aufeinanderfolgenden Teilungen und ihre Produkte unterscheiden sich, abgesehen davon, dass die letzteren successive kleiner werden, nicht von einander, weshalb für alle diese Abkömmlinge der gleiche Namen: Spermatogonien zu Recht besteht. An einem bestimmten Punkt der Hodenröhre hören die Teilungen auf und hier ist die Grenze der Keimzone. Der nun folgende Abschnitt kann als Wachstumszone (O. Hertwig) bezeichnet werden. Dieselbe ist, wie ihr Name sagt, dadurch charakterisiert, dass hier keine Teilungen stattfinden, sondern dass die aus der Keimzone herunterrückenden, durch die zahlreichen Teilungen sehr klein gewordenen Spermatogonien letzter Generation zu einer beträchtlichen Grösse heranwachsen. Die am Ende dieses Wachstums angelangte Zelle ist nunmehr als

Spermatocyte zu bezeichnen. Die Spermatocyten sind also identisch mit der letzten Generation der Spermatogonien, wenn man nicht vorzieht, eben schon diese letzte Generation mit dem Namen Spermatocyten zu belegen, was wohl korrekter wäre. Die reifen Spermatocyten gelangen nun endlich in die dritte Zone, die O. Hertwig als Reife- oder Teilzone unterscheidet. Hier teilt sich jede Spermatocyte zunächst in zwei Tochterzellen, die noch zusammenhängen, während eine jede sich abermals teilt. So entsteht aus jeder Spermatocyte eine Gruppe von vier Zellen, die nun die letzte Generation der ganzen Spermatogenese repräsentieren. Jede dieser vier Zellen wandelt sich nämlich in ein Spermatozoon um, sie ist

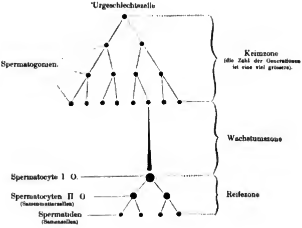


Fig. 12.

also als Samenzelle oder, wie La Valette diese noch unreifen Samenzellen benannt hat, als **Spermatide** zu bezeichnen. Die Mutterzellen der Spermatiden führen entweder den Namen Spermatocyten II. Ordnung (Platner, 1889, 87), oder man kann sie als Samenmutterzellen unterscheiden[1]).

Ich habe den im Vorstehenden geschilderten Verlauf der Spermatogenese in dem Stammbaum der Fig. 12 versinnlicht, für welchen nichts

---

[1]) Der Ausdruck „Samenmutterzellen" wird von den verschiedenen Autoren für die verschiedensten Generationen der Spermatogenese angewendet. O. Hertwig hat denselben neuerdings wieder für die Spermatocyten I. Ordnung gebraucht und nennt dem entsprechend die Spermatocyten II. Ordnung „Samentochterzellen", die Spermatozoën

weiter zu bemerken ist, also dass die Zahl der aufeinanderfolgenden Spermatogonien-Generationen eine sehr viel grössere ist, als in dem Schema angegeben.

Vergleichen wir nunmehr mit diesem Verlauf den der Ovogenese, so ergiebt sich zunächst für die Keim- und Wachstumszone die vollkommenste Übereinstimmung. Wir finden in der ersteren die gleiche rege Vermehrung unter sich gleichartiger Zellen, welche vollkommen den Spermatogonien entsprechen und für die ich deshalb den Namen **Ovogonien** vorschlage. Die letzte Generation der Ovogonien tritt in die Wachstumszone ein, wo jede Zelle zu beträchtlicher Grösse heranwächst und nunmehr — entsprechend der Spermatocyte — als **Ovocyte** zu bezeichnen wäre. Schliesslich wäre zu erwarten, dass jede Ovocyte in einer sich anschliessenden Reifezone durch zwei aufeinander folgende Teilungen vier Eizellen aus sich hervorgehen liesse. Wir werden alsbald sehen, dass dies in der That der Fall ist; allein da drei von diesen Eizellen rudimentär sind, ist der Vorgang gewissermassen maskiert und es hat deshalb sehr lange gedauert, bis er in dieser Bedeutung erkannt worden ist und bis diese Erkenntnis sich zu allgemeiner Anerkennung hat durchringen können.

Die Zelle nämlich, welche wir soeben nach der Art ihrer Entstehung als das Homologon der Spermatocyte erkannt haben, ist nach dem bisher allgemein üblichen Sprachgebrauch bereits das **Ei**. Sie wird zum Unterschied von dem reifen befruchtungsfähigen Ei als **unreifes Ei** bezeichnet, welches, um den Zustand der Reife zu erlangen, noch gewisse Umwandlungen: „Reife-Erscheinungen" durchzumachen hat, die unter dem Namen der **„Richtungskörperbildung"** bekannt sind.

Bevor wir deshalb in der Vergleichung der Ovo- und Spermatogenese weitergehen, ist es notwendig, diesen Vorgang zu analysieren. Ich glaube dabei über die in letzter Zeit wiederholt dargestellte ältere Geschichte des Gegenstandes hinweggehen zu können und erwähne nur, dass es Fr. Müller war, der mit dem Namen „Richtungskörperchen" (Richtungsbläschen) zwei kleine protoplasmatische Kügelchen bezeichnete, die man nach Schwund

„Samenenkelzellen". Schon diese Konsequenz spricht meines Erachtens gegen diese Bezeichnungsweise. Denn das, was O. Hertwig Samenenkelzelle nennt, führt ja allgemein den Namen „Samenzelle" (Spermatozoon) und verdient auch allein diese Bezeichnung. Die Terminologie muss also von diesem Punkte ausgehen, und somit kann doch wohl nur die Mutterzelle zweier Samenzellen den Namen „Samenmutterzelle" verdienen, diejenige Zelle also, welche bei O. Hertwig gerade umgekehrt „Samentochterzelle" heisst. Die Samenmutterzelle O. Hertwig's dagegen wäre eine Samen-Grossmutterzelle, wenn man diesen unschönen Namen nicht lieber ganz vermeiden und sich eben mit dem allgemein üblichen Ausdruck Spermatocyte (I. Ordn.) begnügen will. Ich werde bei der Ovogenese noch einmal auf diese terminologische Frage zurückkommen.

des Keimbläschens und meist unmittelbar vor Beginn der Furchung vom Ei sich abschnüren sah. Ihre Bedeutung blieb trotz zahlreicher Hypothesen rätselhaft, der Name Richtungskörper aber rührt daher, dass sie bei manchen Eiern dort angetroffen werden, wo später die erste Furche einschneidet, so dass also die Richtung der ersten Teilungsebene durch die Lage dieser Körperchen bestimmt zu sein schien. Eine richtige Einsicht in das Wesen und die Bedeutung der Richtungskörper konnte erst angebahnt werden, als man die feineren Vorgänge, unter denen sie gebildet werden, näher kennen lernte. Dies geschah zu jener Zeit, in der auch die Befruchtungsprozesse aufgeklärt wurden. Bütschli (1876, 25) hat sich in dieser Hinsicht Verdienste erworben; er konnte zuerst karyokinetische Figuren bei der Bildung der Richtungskörper nachweisen, doch gelangte er noch nicht zum vollen Verständnis des Vorganges. Erst O. Hertwig (1877, 51) und gleichzeitig Giard (39, 40) klärten den Prozess vollkommen auf. Besonders der erstere Forscher erbrachte den klaren Nachweis, dass die Bildung eines jeden Richtungskörpers durch eine karyokinetische Zellteilung geschieht. Spätere Untersuchungen zahlreicher Autoren haben diese Angaben bestätigt und in einzelnen Punkten vervollständigt. Aus den Chromosomen des Keimbläschens und den bekannten von ihren Astern umgebenen Centrosomen bildet sich eine reguläre vollkommen symmetrische Teilungsfigur, die I. Richtungsspindel, deren Besonderheit nur darin besteht, dass sie nicht die Mitte des Protoplasma einnimmt, sondern sich mit ihrer Achse radial stellt, so dass der eine Pol die Ei-Oberfläche berührt. An dieser Stelle wölbt sich sodann die Ei-Oberfläche zu einem Zapfen empor, die chromatische Äquatorialplatte spaltet sich in zwei Tochterplatten, von denen die eine gegen den inneren, die andere gegen den äusseren Pol rückt, und nun schnürt sich der Protoplasmaknopf in der Mitte zwischen den beiden Tochterplatten vom Ei ab. Das abgeschnürte Kügelchen enthält somit die eine Hälfte der Teilungsfigur: den äusseren Pol und die zugehörige Chromosomen-Gruppe, und wird als I. Richtungskörper bezeichnet. Die im Ei zurückbleibende Hälfte der Teilungsfigur rekonstruiert sich nun, ohne dass die Tochterchromosomen den Zustand eines ruhenden Kernes durchzumachen haben, direkt wieder zu einer radial gestellten Spindel, der II. Richtungsspindel, worauf ganz der gleiche Prozess zum zweitenmal abläuft. So entsteht der II. Richtungskörper, worauf die im Ei zurückbleibenden Tochterchromosomen wie nach jeder gewöhnlichen Zellteilung sich zu einem ruhenden Kern konstituieren. Dieser Kern ist der **Eikern**; das Ei ist jetzt reif und erleidet nach erfolgter Befruchtung die Schicksale, mit denen wir uns oben eingehend beschäftigt haben.

Die Richtungskörper sind also, wie *O. Hertwig* und *Giard* zuerst ausgesprochen haben, *Zellen*, und zwar, da sie keinen weiteren Zweck zu erfüllen haben, *rudimentäre Zellen*. Diese Erkenntnis gelangte bald zu allgemeiner Geltung und konnte auch durch den Einspruch *E. van Beneden's*, der den Richtungskörpern auf Grund seiner Untersuchungen am Ascariden-Ei diesen Charakter absprechen zu müssen glaubte, nicht erschüttert werden. Es zeigte sich, dass die Richtungskörper auch im Ei des Spulwurms durch karyokinetische Teilung gebildet werden und dass *van Beneden* durch pathologisch veränderte Präparate irregeführt worden war. Auch an zahlreichen anderen Objekten wurden die Resultate von *O. Hertwig* und *Giard* bestätigt. Überall, wo die der Befruchtung vorausgehenden Entwickelungsvorgänge eines Eies einer genaueren Untersuchung unterworfen wurden, konnten Richtungskörper nachgewiesen werden, so dass wir heute berechtigt sind, die *Bildung der Richtungskörper als einen an allen tierischen Eiern sich wiederholenden Vorgang anzusprechen*. Als ein zweites Gesetz stellte sich ferner heraus, dass von jedem Ei *zwei* Richtungskörper gebildet werden, und dass in jenen Fällen, wo *drei* solche Kügelchen angetroffen werden, so besonders bei Mollusken, zwei von diesen aus einer karyokinetischen Teilung des I. Richtungskörpers ihre Entstehung nehmen, eine Erscheinung, die für die *Deutung* dieser merkwürdigen Bildungen sehr wichtig geworden ist. Man kann nämlich nicht mehr bezweifeln, *dass die Richtungskörper ursprünglich* **Eier** *waren*, gleichwertig dem jetzt noch funktionierenden Ei, und dass sie erst sekundär zu ihrem jetzigen rudimentären Zustand und zu ihrer Bedeutungslosigkeit herabgedrückt worden sind.

Diese Ansicht wurde zuerst von *Mark* (1881, 76), später unabhängig hievon von *Bütschli* (1885, 26) und mir (1886, 15) ausgesprochen. Den Beweis für die Richtigkeit derselben, soweit ein solcher überhaupt möglich ist, habe ich in meinem Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper" und durch meine anschliessenden Untersuchungen erbracht (17, 20, 22). Am erstgenannten Ort begründete ich die Ei-Natur der Richtungskörper in folgender Weise: Da die Bildung eines jeden Richtungskörpers durch eine *Zellteilung* geschieht, so müssen in dem Entwickelungsgang, den man als Eireifung bezeichnet, *drei Generationen* von Zellen unterschieden werden, nach folgendem Stammbaum:

Grossmutterzelle des Eies (sog. unreifes Ei)

Mutterzelle des Eies   I. Richtungskörper

Ei   II. Richtungskörper   Tochterzelle des I. R.-K.   Tochterzelle des I. R.-K.

Diese einfache Konsequenz des Satzes, dass, wenn eine Zelle sich teilt, sie als solche nicht mehr existiert, sondern fortan in ihren beiden „Tochterzellen“ weiterlebt, konnte deshalb so lange übersehen werden, weil infolge der äusserst ungleichmässigen Teilungen nahezu die ganze Zellsubstanz der ersten Generation auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder auf die eine Tochterzelle übergeht, so dass dadurch eine Kontinuität vorgetäuscht wird, die thatsächlich nicht begründet ist.

Bezeichnet man sonach die reife befruchtungsfähige Geschlechtszelle als „Ei“, so darf dieser Name auf die beiden vorhergehenden Generationen nicht angewendet werden; diese Zellen als „Ei“ zu bezeichnen, ist ebenso inkorrekt, als wenn man die Samenmutterzelle Spermatozoon nennen wollte. In Anlehnung an die Spermatogenese und um indifferente Bezeichnungen zu wählen, nannte ich demnach die Zelle, durch deren Teilung das „Ei“ und der II. Richtungskörper entsteht, „Eimutterzelle“, die Mutterzelle dieser selbst und des ersten Richtungskörpers: „Grossmutterzelle des Eies“.

Betrachtet man den aufgestellten Stammbaum, wie er sich in jenen Fällen darstellt, wo der I. Richtungskörper seinerseits noch einmal in zwei Tochterzellen zerfällt, so hat man in der letzten Generation vier Zellen, von denen die eine zur Entwickelung bestimmt ist, während die drei anderen zu Grunde gehen. Der Prozess der Richtungskörperbildung trägt in jeder Hinsicht (speziell in der Teilung des I. Richtungskörpers) so sehr den Charakter des Rückgebildeten, Rudimentären, dass man zu der Annahme gezwungen ist, diese drei Zellen hätten dereinst an sich eine Bedeutung besessen; und will man nun eine Hypothese aufstellen, worin dieselbe bestanden habe, so ist die wahrscheinlichste, ja wohl die einzig mögliche die, dass diese drei dem Untergang bestimmten Zellen ursprünglich die gleiche Funktion hatten, wie die der nämlichen Generation angehörige entwickelungsfähige Zelle, dass sie also, wie diese, Eier waren. Der erste Richtungskörper ist demnach eine rudimentäre Eimutterzelle, der zweite und die Tochterzellen des ersten sind abortive Eier.

Dass man den Richtungskörpern in der That keine andere Bedeutung zuerkennen kann, dies vermochte ich (17, 20, 22) auf Grund gewisser Abnormitäten bei der Richtungskörperbildung von Ascaris mit Sicherheit festzustellen. Es kommt dort nämlich nicht gar selten vor, dass Chromosomen, welche für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt sind, infolge von Mängeln in der Teilungsmechanik der Eizelle zugeführt werden. Da nun die Richtungskörper bei Ascaris sich nicht allein bis in späte Embryonalstadien erhalten, sondern auch — was das Wichtige ist

— eine Zählung ihrer Chromosomen gestatten, so kann man noch für vorgeschrittene Entwickelungsstadien angeben, ob das Ei bei seiner Bildung überschüssige Chromosomen erhalten hat, und man kann also, wenigstens unter günstigen Umständen, kontrollieren, welche Schicksale dieselben bei der Befruchtung und bei der Embryonal-Entwickelung erleiden. Ich konnte nun an zahlreichen verschiedenen Stadien mit aller Sicherheit verfolgen, dass sich sowohl die für den zweiten, als auch die für die Tochterzellen des ersten Richtungskörpers bestimmten Chromosomen, wenn sie abnormer Weise ins Ei gelangen, ganz genau ebenso verhalten, wie die normalen Chromosomen des Eikerns und also auch wie die des Spermakerns. Sie erfahren, den letzteren genau entsprechend, alle Umbildungen (Spaltung etc.), ihre Abkömmlinge erleiden auch genau jene oben beschriebene Differenzierung, welche zur Spezialisierung der Furchungszellen in somatische und Geschlechtszellen führt. Daraus folgt aber, dass die Chromosomen des zweiten Richtungskörpers und die der Tochterzellen des ersten aus jenem spezifischen „Idioplasma" bestehen, welches den befruchtungsfähigen Sexualzellen zukommt, und dass also den fraglichen rudimentären Zellen, damit sie als Eier fungieren könnten, nichts anderes fehlt, als die genügende Menge von Protoplasma und Protoplasma-Produkten.

Es ergab sich später aus der genaueren Aufklärung der Spermatogenese, dass die von mir betonte Vergleichbarkeit der Richtungskörperbildung mit den beiden letzten Teilungen der Spermatogenese noch detaillierter durchgeführt werden kann. Es stellte sich heraus, dass, wenigstens häufig, auch bei der Samenbildung die beiden letzten Teilungen von den zahlreichen vorhergenden Teilungen durch eine längere Zwischenpause getrennt sind, während sie selbst unmittelbar aufeinander folgen, wie oben für Ascaris berichtet wurde. Es ergab sich ferner, worauf Platner (1889, 85) zuerst hingewiesen hat, dass ganz entsprechend dem direkten Übergang der ersten in die zweite Richtungsspindel auch in der Spermatogenese zwischen den beiden homologen Teilungen kein Ruhezustand des Kernes eingeschaltet ist. Man machte weiterhin darauf aufmerksam, dass in manchen Fällen, so bei Ascaris und bei gewissen Insekten (Henking 1891, 122) die Spermatocyten I. Ordnung durch Grösse und Entwickelung einer Art von Dotterkörperchen mit den Grossmutterzellen des Eies eine auffallende Übereinstimmung darbieten. Und endlich zeigte O. Hertwig in seiner schon mehrfach zitierten ausgezeichneten Abhandlung (55) gerade für Ascaris megalocephala den schon von mir betonten vollkommenen Parallelismus zwischen Ei- und Samenbildung in so klarer Weise auf, dass seitdem auch die letzten Zweifler verstummt zu sein scheinen.

Wir können sonach den oben für die Spermatogenese gegebenen

Stammbaum direkt auf die Ovogenese übertragen (Fig. 13), indem wir, entsprechend den beiden Teilungen der Spermatocyten, den von mir für die Richtungskörperbildung aufgestellten oben reproduzierten Stammbaum anfügen. Nur möchte ich diesen jetzt terminologisch dahin modifizieren, dass ich die Grossmutterzelle des Eies (das sog. unreife Ei) als **Ovocyte** (I. Ordnung) zu bezeichnen vorschlage, ihre Tochterzellen aber wie bisher als Eimutterzellen oder als Ovocyten II. Ordnung[1]).

Mit der gewonnenen Einsicht in die morphologische Natur der Richtungskörper musste auch die Frage nach der physiologischen Bedeu-

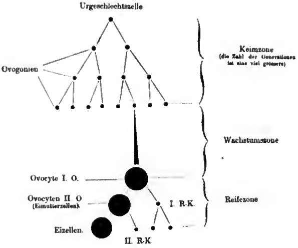


Fig. 13.

tung derselben eine ganz andere Gestalt annehmen. So lange man die Richtungskörper als Auswürflinge des Eies ansah, war es sehr naheliegend, als den Zweck ihrer Bildung die Ausstossung von Eibestandteilen anzunehmen, welche für die Befruchtung oder für die Entwickelung hinderlich wären. Diese Idee lässt sich auch in fast allen physiologischen Hypothesen der Richtungskörperbildung erkennen. Besonders zwei der-

[1]) O. Hertwig hat, entsprechend seiner oben erwähnten für die Spermatogenese gebrauchten Terminologie die Ovocyte I. Ordnung als „Eimutterzelle" bezeichnet. Ich glaube, dass dies zu den gleichen Unzuträglichkeiten führt, wie bei der Spermatogenese. Denn konsequenterweise ist für O. Hertwig die nächste Generation „Eitochterzelle", das Ei aber „Eienkelzelle", was doch nicht angeht.

artige Theorien haben einige Zeit lang eine nicht geringe Rolle gespielt, nämlich diejenige E. van Benedens (1883, 5), welcher in den Richtungskörpern die männlichen Kernbestandteile entfernt werden liess, wodurch das Ei zu einer rein weiblichen und nun erst befruchtungsfähigen Zelle werden sollte, und zweitens die — auch von ihrem Autor selbst jetzt aufgegebene — Theorie Weismann's (1885, 104, 1887, 107), nach welcher die Richtungskörper, bezw. nur der erste, den Zweck hätten, das zur Ausbildung des Eies notwendige, im ausgewachsenen Ei aber überflüssige und hinderliche ovogene Kernplasma auszuscheiden.

Diese und verwandte Anschauungen wurden durch meine oben referierten Beobachtungen, wonach die Kernsubstanz der Richtungskörper derjenigen des Eies vollkommen gleichwertig ist, direkt widerlegt; überdies musste aber die Erkenntnis der morphologischen Wertigkeit der Richtungskörper derartige Ideen von vornherein höchst unwahrscheinlich machen, indem die Richtungskörper ja gar nicht vom Ei „ausgestossen" werden, sondern dieses vielmehr erst durch die Bildung der Richtungskörper, oder besser gesagt, auf dem ganz gewöhnlichen Weg der Zellteilung aus einer Mutter-, bezw. Grossmutterzelle entsteht. Auf Grund dieser Erwägungen setzte ich (15) an Stelle der Frage: Warum werden Richtungskörper gebildet? die andere: Warum werden die Richtungskörper nicht vollkommen rückgebildet? und formulierte die Antwort darauf, in spezieller Anlehnung an die Spermatogenese dahin, dass mit den beiden letzten Teilungen der Ovogenese Umwandlungen der Kernsubstanz verknüpft sein müssen, infolge derer sich das Ei von den beiden vorhergehenden Generationen in ganz bestimmter Weise unterscheidet. Wenn die Beschaffenheit des Chromatins den Charakter der Zelle bestimmt, so müssen wir ja in allen Fällen, wo sich eine Tochterzelle von ihrer Mutterzelle physiologisch unterscheidet, eine an die Teilung gebundene Umwandlung der Chromosomen annehmen; ja wir haben oben, bei der Bildung der somatischen Zellen von Ascaris gesehen, dass diese Veränderung unter Umständen sogar sichtbar werden kann. Ganz ähnlich muss auch speziell bei den Teilungen der Ovo- und Spermatocyten I. und II. Ordnung die Teilung von besonderen Veränderungen des Chromatins begleitet sein, so zwar, dass erst durch die letzte Teilung wirkliche Ei- und Samenzellen hergestellt werden. Und wenn nun auch ein Teil der Eier und Eimutterzellen rudimentär und bedeutungslos wird und somit der ursprüngliche Zweck der Teilung, nämlich der der Vermehrung, in Wegfall kommt, müssen sich die betreffenden Teilungen, eben wegen der mit ihnen verknüpften Umwandlungen, doch erhalten, d. h. es müssen Richtungskörper gebildet werden. Ein vollkommenes Verschwinden dieser rudimentären Zellen würde voraussetzen,

dass die fraglichen Veränderungen, als deren Ziel wir die vollkommene Übereinstimmung der Ei-Chromosomen mit denen des Spermakerns bezeichnen könne, auf andere Weise zu Stande gebracht würden, wobei jedoch kaum einzusehen ist, wie die Natur den gleichen Effekt auf einfacherem Wege als dem bereits eingeschlagenen, d. h. als durch die Beibehaltung jener beiden Teilungen, erreichen könnte.

Es hat nun neuerdings den Anschein, als müssten wir uns nicht mit dieser ganz allgemeinen Erklärung begnügen, als sei es vielmehr möglich, gerade in die Bedeutung der beiden letzten Teilungen der Ovo- und Spermatogenese tiefer einzudringen. Es ist zu betonen, dass es sich bei diesen Erklärungsversuchen nicht etwa um eine spezifische Bedeutung der Richtungskörper handelt, sondern um jene soeben besprochenen, an die Teilung geknüpften Veränderungen, welche der Ei- und Samenbildung gleichmässig zukommen. Von verschiedenen Forschern nämlich wird die Ansicht vertreten, dass durch die Teilungen der Ovo-, bezw. Spermatocyten eine als Vorbereitung für den Befruchtungsprozess dienende **Chromatin-Reduktion** bewirkt werde. Unter dieser Reduktion wird freilich von den einzelnen Autoren etwas sehr Verschiedenes verstanden, und es ist deshalb vor allem nötig, die verschiedenen Meinungen scharf auseinanderzuhalten.

Schon vor längerer Zeit suchten einige Forscher die Bedeutung der Richtungskörperchen darin, dass durch die Ausstossung derselben die Menge des im Ei enthaltenen Chromatins herabgesetzt würde. Durch das Spermatozoon werde eine gewisse Menge von Chromatin in's Ei eingeführt und um für dieses Platz zu schaffen, müsse eine entsprechende Menge des Ei-Chromatins entfernt werden. In wesentlich modifizierter Form begegnen wir nun dieser Anschauung wieder bei O. Hertwig (1890, 55). Dieser Forscher beschränkt die Chromatin-Reduktion nicht auf die Ovogenese, sondern postuliert dieselbe konsequenter Weise auch für die Spermatogenese. Er verlegt die Reduktion hier wie dort in „den letzten Teilprozess der Geschlechtsprodukte", über dessen Bedeutung er sich folgendermassen ausspricht (pag. 126): „Derselbe unterscheidet sich von anderen Teilprozessen dadurch, dass zwei Teilungen sich unmittelbar aufeinander folgen mit Überspringen des bläschenförmigen Ruhezustands des Kerns, was in dieser Weise sonst nirgends vorkommt. Es soll dadurch in einfachster Weise verhindert werden, dass durch die im Befruchtungsakt erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmasses herbeigeführt wird. Denn dadurch, dass die Kernmasse der Samenmutterzelle (Sperma-

tocyte I. O.) und der Eimutterzelle (Ovocyte I. O.) gleich nach der ersten Teilung noch zum zweitenmal geteilt wird, ehe sie noch Zeit gehabt hat, sich im Ruhestadium zwischen zwei Mitosen durch Ernährung wieder zu ergänzen, wird sie geviertelt, und so erhält jede der vier Enkelzellen durch den sinnreichen Prozess, den man kurz als Reduktionsteilung charakterisieren kann, nur die Hälfte der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente, welche ein Normalkern einschliesst."

Es muss gleich hier bemerkt werden, dass durch das Ausfallen des bläschenförmigen Ruhezustandes, worin nach obiger Definition für O. Hertwig das Wesen des Reduktionsprozesses besteht, die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte nicht erklärt wird, indem, wie ich schon früher, Platner gegenüber, ausgeführt habe und worüber unten noch genauer zu sprechen sein wird, gerade im Gegenteil beim Fehlen des Ruhezustandes die Zahl der in den beiden Teilungen vorhandenen chromatischen Elemente genau die gleiche sein muss. Durch O. Hertwig's Darstellung wird also höchstens die Verhütung eines übermässigen Anwachsens der Gesamtchromatinmasse erklärbar. Auch Weismann (1891, 135) hat sich in ähnlicher Weise über die Hertwig'sche „Reduktionsteilung" ausgesprochen und in lichtvoller Weise ausgeführt, dass für diesen Forscher, nachdem derselbe eine völlige Vermischung des väterlichen und mütterlichen Chromatins annimmt und im übrigen jede weitere Vorstellung über die Struktur dieser Substanz abweist, die fragliche Reduktion nur eine Massen-Reduktion sein könne, deren Notwendigkeit, ja deren Möglichkeit ohne weitere Voraussetzung gar nicht einzusehen sei. Eine Reduktion des Chromatins sei vielmehr nur dann verständlich, wenn man in dieser Substanz höhere Einheiten anerkenne, deren Zahl durch den Reduktionsprozess herabgesetzt werde.

Eine Reduktion in diesem Sinn — eine Zahlenreduktion — war schon früher von Weismann (1887, 107) und mir (1888, 20), von jedem auf anderer Grundlage postuliert worden. Die Erwägungen, durch welche Weismann zu dieser Forderung gelangte, kann ich am besten mit seinen eigenen Worten klarlegen. Er sagt hierüber in seiner „Amphimixis" (pag. 18): „Wenn das Keimplasma der lebenden Wesen vor Einführung der geschlechtlichen Fortpflanzung nur die Entwickelungstendenzen des einen Individuums enthalten konnte, so musste sich dies durch die geschlechtliche Fortpflanzung dergestalt ändern, dass nun bei jeder Befruchtung zwei individuell verschiedene Keimplasmen sich im Kern des Eies zusammenordnen; die Zahl dieser individuell verschiedenen Keimplasma-Arten musste aber notwendig mit jeder weiteren Generation sich verdoppeln, und zwar so lange, bis die sich bei der Befruchtung vereinigenden Keim-

plasmen nicht mehr halbierbar waren, ohne ihre Fähigkeit, den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, aufzugeben, d. h. also, bis sie die Minimalgrenze ihrer Masse erreicht hatten. Von diesem Augenblick an konnte geschlechtliche Fortpflanzung nur dadurch ermöglicht werden, dass entweder die Kernsubstanz an Masse fort und fort um das Doppelte anwuchs, oder — da dies nicht möglich war — dadurch, dass vor jeder Befruchtung das Keimplasma jeder Keimzelle halbiert wurde, nicht blos der Masse nach, sondern vor allem der darin enthaltenen Individualität-Einheiten nach, eben jenen Ahnen-Keimplasmen, oder wie ich sie kurz nannte: Ahnenplasmen." — Weismann deduzierte nun weiterhin theoretisch den Vorgang, durch den diese Reduktion der Ahnenplasmen, oder wie er diese hypothetischen Einheiten des Chromatins neuerdings nennt: der „Ide", zu Stande kommt. Es soll dies auf dem Wege der Kern- und Zellteilung geschehen. Es muss nach Weismann zwei verschiedene Arten von karyokinetischer Teilung geben, die er als Äquations- und Reduktionsteilung unterscheidet. Die gewöhnliche Art der Teilung ist die Äquationsteilung, die dadurch charakterisiert ist, dass sich jedes Id in zwei identische Tochter-Ide spaltet, von denen jedes einer anderen Tochterzelle zugeteilt wird. Auf diese Weise erbt sich die Gesamtzahl der Ide mit allen denselben zukommenden Eigenschaften von einer Zellen-Generation auf die nächste fort. Dieser Äquationsteilung steht nun in der Vorfahren-Reihe einer jeden Ei- und Samenzelle eine Reduktionsteilung gegenüber. Bei dieser spalten sich die Ide nicht, sondern die eine Hälfte derselben geht ungeteilt in die eine, die andere in die andere Tochterzelle über. Dadurch wird in diesen Tochterzellen und in ihren eventuellen durch Äquationsteilung entstehenden Abkömmlingen die Zahl der Ide auf die Hälfte herabgesetzt, jede Ei- und Samenzelle enthält also halb so viel Ide, als die erste Embryonalzelle, von der sie abstammt, und durch die Befruchtung wird dann diese ursprüngliche Zahl wiederhergestellt. Da nun die einzelnen Ide eines Kerns individuell verschieden sind, enthalten die aus der Reduktionsteilung hervorgehenden Tochterkerne Ide von verschiedener Qualität, wodurch die Zellen selbst, also die Eibezw. Samenzellen eines und desselben Organismus mit verschiedenen Eigenschaften behaftet werden. Aus dieser Verschiedenheit der Befruchtungszellen aber erklärt sich die Ungleichheit, welche zwischen den Kindern gleicher Eltern stets beobachtet wird.

In seiner ersten Abhandlung über den fraglichen Gegenstand (1887, 107) liess es Weismann für die Spermatogenese unentschieden, an welche Teilung die Reduktion geknüpft sei; dagegen nahm er, gestützt auf die Thatsache, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden

(siehe unten), bei der Ovogenese die Bildung des zweiten Richtungskörpers als Reduktionsleitung in Anspruch, wegegen er im ersten Richtungskörper das von ihm gleichfalls theoretisch postulierte ovogene Kernplasma des Eies ausgestossen werden liess. Ja Weismann glaubte schon damals auf Grund gewisser Angaben von van Beneden (1883) und Carnoy (1886) über die Richtungskörperbildung bei Ascaris, dass die Entstehungsweise des zweiten Richtungskörpers in der That gewisse Besonderheiten erkennen liesse, welche diese Teilung zur Reduktionsteilung stempelten.

Eine Modifikation erhielt die Weismann'sche Lehre in dessen neuestem Werk (1891, 135). Hauptsächlich gestützt auf O. Hertwig's Vergleichung der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden (1890, 55) nimmt Weismann nunmehr für jede Ei- und Samenzelle zwei Reduktionsteilungen an, und zwar erkennt er dieselben bei der Eibildung in den Teilungen der Ovocyten I. und II. Ordn. (Bildung des I. und II. Richtungskörpers), bei der Samenbildung in den entsprechenden Teilungen der Spermatocyten. Die Notwendigkeit einer zweimaligen Reduktionsteilung ergebe sich aber daraus, dass in den Ovo- bezw. Spermatocyten I. Ordn. die Zahl der Ide zunächst durch Teilung verdoppelt werde. Durch die erste Reduktionsteilung werde sie dann auf die Normalzahl, durch die zweite auf die Hälfte herabgesetzt.

Während diese Ausführungen zum grössten Teil auf theoretischen Erwägungen beruhen und, wie sich unten zeigen wird, den Thatsachen weit vorauseilen, hält sich die von mir (1888, 2090, 22) postulierte Reduktion streng an die sichtbaren Vorgänge. Es ist dies die Reduktion der Zahl der Chromosomen. Wir wissen auf Grund vielfacher Beobachtungen, dass die Zahl der Chromosomen für jeden Organismus konstant ist und dass unter gewöhnlichen Verhältnissen jede Zelle die ihr bei ihrer Entstehung zugeteilte Chromosomenzahl auf ihre beiden Tochterzellen weiter vererbt. Nehmen wir nun z. B. eine erste Embryonalzelle mit vier Chromosomen, wie bei Ascaris megalocephala, so müssten, wenn das erwähnte Gesetz ausnahmslose Geltung besässe, die von derselben abstammenden Ei- bezw. Samenzellen gleichfalls vier Chromosomen besitzen. Die aus der Vereinigung zweier solcher Geschlechtszellen entstehende nächste erste Embryonalzelle müsste dann bereits 8 Chromosomen enthalten, und so müsste die Zahl dieser Körperchen mit jeder weiteren Generation immer wieder auf das Doppelte anwachsen. Thatsächlich ist dies nicht der Fall; vielmehr enthalten die Ei- und Samenzellen von Ascaris meg. nur noch die Hälfte[1]), also zwei Chromosomen, so dass bei

[1]) Es gilt dies für alle genauer untersuchten Fälle.

der Befruchtung wieder die typische Vierzahl hergestellt wird, die sich auf solche Weise durch ungezählte Generationen konstant erhält. Es findet also in der Ovo- und Spermatogenese in irgend einer Zellengeneration eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte statt, und diese Reduktion ist, wie ich schon früher betont habe, nicht etwa nur ein theoretisches Postulat, sondern eine Thatsache.

Es muss demnach auch einen besonderen Vorgang geben, durch welchen die in Rede stehende Reduktion bewirkt wird. Die Notwendigkeit dieses spezifischen Vorganges hat keineswegs die Hypothese von der Individualität der Chromosomen oder irgend eine andere Annahme zur Voraussetzung; vielmehr genügen vollkommen die oben erwähnten Thatsachen über die Konstanz der Chromosomenzahl, um jene Forderung zu begründen. Denn wenn der gewöhnliche Kreislauf des Chromatins von einer Zellengeneration zur nächsten darin besteht, dass bei jeder Teilung eine bestimmte Zahl von Chromosomen auftritt, dass jede Tochterzelle von jedem dieser Körperchen die eine Hälfte erhält, dass diese Tochterchromosomen sich in ein Gerüst umwandeln und dass schliesslich bei der nächsten Teilung aus diesem Gerüst genau die gleiche Zahl von Chromosomen hervorgehen, als in die Bildung desselben eingegangen sind, so mögen die Einrichtungen, welche diese Zahlenkonstanz durch den Gerüstzustand hindurch gewährleisten, sein, welche sie wollen: sobald einmal eine Zelle auftritt, die plötzlich nur halb so viel Chromosomen aufweist, als die vorhergehende Generation, so muss sich in dem soeben skizzierten Kreislauf irgend etwas anderes verhalten haben, also sonst, es muss, mit anderen Worten, ein spezifischer Reduktionsprozess existieren. Aufgabe der Forschung ist es also, den Punkt aufzusuchen, an welchem die reduzierte Zahl zum erstenmal nachweisbar ist, und, wenn möglich die Vorgänge zu eruieren, durch welche die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte bewirkt wird. Bei der Bedeutung, welche wir den Chromosomen zuerkennen, muss die Art des Reduktionsprozesses für unsere Einsicht in das Vererbungsproblem von höchster Wichtigkeit sein.

Es ist zu bemerken, dass, als Weismann das Postulat seiner Iden-Reduktionsteilung zum erstenmal auseinandersetzte, er diesen Prozess in einer Weise versinnlichte, dass durch denselben, wenn er in der Natur wirklich realisiert ist, zugleich die Reduktion der Chromosomenzahl bewirkt wird. Da es nämlich damals, hauptsächlich auf Grund der irrtümlichen Angaben Carnoy's (28) über die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris, den Anschein hatte, als seien die Chromosomen, welche bei diesen Teilungen nach den beiden Polen auseinanderrücken, vorher nicht verbunden gewesen, sondern als wanderten Stücke, die von Anfang an selbst-

ständig waren, gegen die Pole, sah Weismann hierin die Erscheinungen der Reduktionsteilung und stellte die sichtbaren Unterschiede zwischen Äquations- und Reduktionsteilung folgendermassen dar: gehen bei der Äquationsteilung z. B. acht Chromosomen aus dem Gerüst hervor, so werden diese halbiert und jede Tochterzelle erhält wieder acht Chromosomen; bei der Reduktionsteilung dagegen spalten sich die Chromosomen nicht, sondern die eine Hälfte geht zum einen, die andere zum andern Pol. So erhält also jede Tochterzelle nur vier Chromosomen und damit auch nur die Hälfte der Ide. Auch neuerdings nimmt Weismann die von verschiedenen Autoren beschriebenen, im Folgenden zu betrachtenden Reduktionsvorgänge der Chromosomenzahl für seine Iden-Reduktion in Anspruch. Würde er diesen hypothetischen Prozess stets an jenen thatsächlichen knüpfen, so wäre es nicht notwendig, die beiden Arten von Reduktion: Iden- und Chromosomen-Reduktion, auseinander zu halten. Allein Weismann erklärt, dass die Reduktionsteilung der Ide auch in anderer Weise von statten gehen könne, dass sie auch unter ganz den gleichen Vorgängen, wie die Äquationsteilung, unter den Erscheinungen der Längsspaltung, durch welche ja Konstanz der Chromosomenzahl verbürgt wird, verborgen sein könne. Überdies postuliert er in seiner Iden-Theorie für die Reduktion durchaus eine Kernteilung (Reduktionsteilung), während für die Reduktion der Chromosomenzahl a priori sehr verschiedene Modi denkbar sind und es vorderhand noch sehr fraglich erscheint, ob dieselbe durch einen Teilungsakt bewirkt wird. Wenn also von Chromatin-Reduktion gesprochen wird, so muss nicht allein Massen- und Zahlenreduktion auseinander gehalten werden, sondern es ist auch für die letztere wieder zu unterscheiden zwischen der rein hypothetischen Iden-Reduktion und der thatsächlichen Reduktion der Chromosomenzahl. Die Beobachtung hat es direkt nur mit der letzteren zu thun, und es soll nunmehr im Folgenden untersucht werden, wie weit unsere Einsicht in diese Verhältnisse gegenwärtig reicht.

Auf Grund vergleichender Untersuchungen an zahlreichen Eiern aus den verschiedensten Tiergruppen konnte ich zuerst das Gesetz formulieren (1890, 22), dass zur Zeit, wo sich die erste Richtungsspindel bildet, wo sich also, mit anderen Worten, die Ovocyten I. Ordnung zur Teilung anschicken, stets schon die reduzierte Zahl von Chromosomen oder, wie wir aus alsbald einleuchtenden Gründen indifferent sagen wollen, von einander isolierter Chromatinportionen vorhanden ist. Diese Chromatinkörperchen unterscheiden sich in einzelnen Fällen (Echinus, Pterotrachea) durchaus nicht von den Chromosomen irgend eines anderen zur Teilung schreitenden Kerns: es sind homogen erscheinende Fadenstücke oder Körner, die sich

in der ersten Richtungsspindel regulärer Weise halbieren, worauf die in der Ovocyte II. Ordnung verbleibenden Tochterchromosomen in der zweiten Spindel abermals in zwei Hälften, eine für den zweiten Richtungskörper, eine für das Ei gespalten werden. So geht also durch zwei vollkommen typische Teilungen, an denen nur das Ausfallen des Ruhezustandes eine Besonderheit vorstellt, die reduzierte Zahl vom Keimbläschen auf den Eikern über. In anderen Fällen zeigen sich die Chromosomen des Keimbläschens, wenn dieses sich auflöst, schon aus zwei Hälften zusammengesetzt (Ascaris lumbricoides), welche sich in der ersten Spindel voneinander lösen, um auf die Ovocyte II. Ordnung und den I. Richtungskörper verteilt zu werden. Die der ersteren erfahren dann in regulärer Weise eine zweite Teilung. Endlich gibt es Fälle, als deren Typus Ascaris megalocephala dienen kann, wo die in der reduzierten Zahl vorliegenden Chromatinportionen des Keimbläschens bereits aus vier zu einem vierseitigen Prisma vereinigten parallelen Stücken bestehen, die übrigens nicht nur durch eine achromatische Kittmasse, sondern auch durch chromatische Brücken untereinander verbunden sind. Der Verlauf der beiden Teilungen ist, wie ich (1887, 17) im Gegensatz zu van Beneden, Carnoy, van Gehuchten u. a. nachweisen konnte, auch hier ein regulärer; jede vierteilige Chromatinportion wird bei der ersten Teilung in zwei zweiteilige Elemente gespalten, je eines für den I. Richtungskörper, eines für die Ovocyte II. Ordnung; die zweiteiligen Elemente der letzteren geben dann ihre eine Hälfte — ein einfaches Stäbchen — dem II. Richtungskörper ab, während die andere dem Ei zugeteilt wird. Ich beurteilte die letzteren Fälle nach den ersteren und deutete dieselben so, dass die vierteiligen Stücke durch zweimalige unvollständige Spaltung aus einfachen Chromosomen entstanden wären, dass, mit anderen Worten, in jedem dieser Chromosomen nicht nur die für die beiden Tochterzellen, sondern schon die für die Enkelzellen bestimmten Chromosomen vorbereitet seien. Überdies konnte ich bei einem anderen Wurm (Sagitta), bei dem die Bildung der Richtungskörper genau so, wie bei Ascaris meg. verläuft, im intakten Keimbläschen die bereits reduzierte Zahl von Chromosomen in einem Zustand nachweisen, wo diese Körperchen einen vollkommen einheitlichen Eindruck machen.

Musste ich daraus den Schluss ziehen, dass die Reduktion der Chromosomenzahl allgemein vor der Bildung der Richtungskörper, also spätestens in der Ovocyte I. Ordnung, zu Stande kommt, so konnte ich andererseits, wenigstens für Ascaris meg., zeigen, dass dieselbe auch nicht früher erfolgt. Denn in den Teilungen der Ovogonien bis zur letzten konnte ich stets die noch nicht reduzierte Zahl von Chromo-

somen nachweisen [1]). Zu den gleichen Ergebnissen gelangte ich bei der Untersuchung der Spermatogenese von Ascaris und formulierte daraufhin den Satz: Die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt in den Ovo-, bezw. Spermatogonien I. Ordnung. Wie dieselbe aber hier zu Stande kommt, darüber schienen mir zwar Vermutungen möglich zu sein, irgend etwas Sicheres aber darüber auszusagen, dies schienen mir die bis dahin bekannten Thatsachen nicht zu gestatten.

Die Untersuchungen, die seither über diese Frage veröffentlicht worden sind, haben fast sämtliche hinsichtlich des Thatsächlichen meine Angaben bestätigt, wenn auch die Deutung der Befunde von der meinigen mehr oder weniger abweicht. Zu besonderer Befriedigung gereichte mich vor allem die schon öfters zitierte ausgezeichnete Abhandlung von O. Hertwig (1890, 55). Dieser Forscher bestätigte für die Spermatogenese des Pferdespulwurms bis in's kleinste alle Angaben, welche ich über die viel umstrittene Ovogenese dieses Wurmes gemacht hatte. Er gelangte, wie ich, zu dem Resultat, dass in den Spermatogonien und Ovogonien diejenige Zahl von Chromosomen besteht, die in der ersten Embryonalzelle vorhanden war, und dass eine Reduktion der Chromosomen, wie van Beneden und Julin, bezw. Lameere wollten, hier nicht stattfindet, dass also in dem Kern der Spermatocyten, bezw. Ovocyten I. Ordn. die noch nicht reduzierte Chromosomenzahl eingeht. Er bestätigt ferner für die Teilungen der Spermatocyten genau das, was ich selbst im Gegensatz zu van Beneden und Carnoy für die Teilungen der Ovocyten (Richtungskörperbildung) angegeben hatte, und kommt schliesslich zu dem Resultat, dass sich Ei- und Spermabildung bei den Spulwürmern bis in's kleinste Detail entsprechen, ein Ergebnis, welches ich kurz vorher mit denselben Worten formuliert hatte. O. Hertwig hat aber überdies gewissen Vorgängen seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet, die ich selbst nur kurz berührt hatte, nämlich der Art und Weise, wie sich die chromatische Substanz der Spermatocyten I. Ordnung für die Teilung vorbereitet. Nach dem, was oben über den Zeitpunkt der Reduktion gesagt worden ist, ist es klar, dass diese Verhältnisse der minutiösesten Untersuchung wert sind. Ich selbst hatte (für die Ovocyten) angegeben, dass das Chromatin zu zwei Gruppen [2]) von je vier verbundenen Chromatin-

[1]) Kurz darauf hat Lamoere (1890, 70) angegeben, dass bei den Teilungen der Ovogonien von Ascaris successive die Hälfte der Chromosomen ausgestossen werde und dass dadurch die Reduktion zu Stande käme, ganz entsprechend dem Vorgang, den van Beneden und Julin (1884, 6) für die Spermatogenese von Ascaris beschrieben hatten. Ich muss jedoch dem gegenüber meine Angabe aufrecht erhalten.

[2]) Ich beziehe mich hier und im Folgenden immer auf diejenige Varietät von Ascaris meg., welche in der ersten Embryonalzelle vier Chromosomen aufweist.

stäbchen angeordnet sei, und ich nahm jede solche Gruppe als ein chromatisches Element (Chromosoma) in Anspruch, indem mir die allerdings sehr schwer zu analysierenden, vorhergehenden Stadien den Eindruck machten, dass jede Gruppe durch unvollständige Vierteilung (zweimalige Längsspaltung) eines Chromatinstückes entstanden sei. O. Hertwig hat nun gerade die fraglichen Stadien einer höchst sorgfältigen Untersuchung unterworfen und dieselben bis sehr weit zurück analysiert. Es ergab sich aber hierbei, dass über den eigentlichen Kernpunkt: wie nämlich die beiden vierteiligen Chromatingruppen entstehen, etwas Sicheres nicht zu ermitteln war. Denn wo überhaupt etwas Deutliches zu sehen war, da fand O. Hertwig zwei Gruppen von je vier verbundenen Fadenstücken, die zwar von der späteren Form noch wesentlich abweichen, aber doch schon im Prinzip das Endresultat darstellen und über deren Ausbildung kein Aufschluss zu erlangen war. O. Hertwig lässt es daher dahingestellt sein, wie die beiden vierteiligen Elemente entstehen, spricht sich aber an verschiedenen Stellen seines Werkes dahin aus, dass nach seiner Meinung jede Gruppe durch doppelte Längsspaltung eines Fadenstückes entstanden sei, d. h. er steht vollkommen auf dem von mir vertretenen Standpunkt. Es ist deshalb auch nur ein scheinbarer Gegensatz, wenn O. Hertwig meiner Ausdrucksweise: dass zwei vierteilige Elemente vorlägen, entgegentritt und behauptet, es seien deren acht. Und es wäre kein Grund, auf diese Differenz näher einzugehen, wenn nicht zum Teil durch O. Hertwig's Ausdrucksweise der Anschein erweckt worden wäre (Weismann, 1891, 135), als werde durch seine Befunde die Reduktion der Chromosomenzahl erklärt. Es scheint hier ein Missverständnis vorzuliegen, das ich im Folgenden aufzuklären versuchen will.

Wenn sich eine Zelle zur Teilung anschickt, so spaltet sich regulärer Weise jedes Chromosoma — wir wollen deren vier annehmen — in zwei Hälften, von denen durch den Mechanismus der Karyokinese jede einer andern der beiden zu bildenden Tochterzellen zugeteilt wird. So erbt sich also auf jede Tochterzelle die typische Zahl von vier Chromosomen fort. Wir nennen die aus dem ruhenden Kern hervorgehenden vier Chromosomen Mutterelemente, ihre Teilprodukte Tochterelemente. Wann sich die Spaltung der Chromosomen einleitet, ist sehr verschieden; sie scheint in manchen Fällen erst aufzutreten, wenn die Mutterelemente schon zur Äquatorialplatte der karyokinetischen Figur angeordnet sind, in anderen Fällen zeigt sie sich schon viel früher im noch völlig intakten Kernbläschen. Von dem Moment an, wo die Spaltung sichtbar ist, spreche ich von vier zweiteiligen Chromosomen oder ich sage: in jedem Mutterelement sind die beiden Tochterelemente vorbereitet. Als selbständige

Elemente zähle ich die letzteren erst dann, wenn sie, vollkommen von einander getrennt, auf ihre Tochterzellen verteilt sind. O. Hertwig müsste, sobald an den vier Mutterelementen die Längsspaltung sichtbar wird, sagen: der Mutterkern enthält nun nicht mehr vier, sondern acht Chromosomen, die bei der Teilung in zwei Gruppen von je vieren, jede für eine Tochterzelle, gesondert werden. Im Grunde ist dies nur ein Streit um Worte; ich möchte aber doch glauben, dass meine Art, das Verhältnis auszudrücken, den Vorzug verdient. Denn wenn ich von vier zweiteiligen Chromosomen spreche, so drücke ich damit aus, dass dieselben aus vier einfachen entstanden sind, ich drücke zugleich aus, dass von den vier Chromosomen der Tochterzelle jedes auf eines der vier Chromosomen der Mutterzelle zurückzuführen ist. Von acht Chromosomen im Mutterkern würde ich dagegen dann sprechen, wenn sich die zusammengehörigen Schwesterelemente schon vor Ausbilduug der karyokinetischen Figur so vollkommen von einander lösen würden, dass sie von einander ebenso unabhängig wäre, wie von allen übrigen.

Das gleiche Prinzip der Bezeichnung wandte ich nun auch für die Ovocyten von Ascaris meg. an. Indem ich jede der beiden aus vier Stäbchen bestehenden Gruppen als ein Element in Anspruch nahm, verkannte ich ja keineswegs, dass die hier als Teilstücke bezeichneten acht Stäbchen schliesslich in den Enkelzellen den Wert je eines Chromosoma erhalten; vielmehr drückt die Bezeichnung der Gruppe als ein Element nur aus, dass ich dieselbe als aus einem einzigen Stück hervorgegangen ansehen zu müssen glaubte. Wie erwähnt, nimmt O. Hertwig diesen Modus der Entstehung gleichfalls als den wahrscheinlichsten an und sagt hierüber (pag. 70), dass die acht Chromosomen „durch doppelte Längsspaltung von nur zwei Fäden“ gebildet worden zu sein scheinen. Das „zwei“, das in diesem Satz vorkommt, ist das nämliche „zwei“, welches meine Auffassung kennzeichnet, womit ich gezeigt zu haben glaube, dass hier durchaus kein Gegensatz in unseren Meinungen besteht.

Es ergiebt sich aber hieraus zugleich, dass O. Hertwig's Untersuchungen so wenig wie die meinigen im Stande sind, uns über die Art, wie die Reduktion der Chromosomen-Zahl zu Stande kommt, Aufschluss zu geben. So genau dieser Forscher auch die fraglichen Stadien untersuchte, die Verhältnisse sind eben, wenigstens bei Ascaris, derartige, dass eine Entscheidung unmöglich ist. Die Beobachtung muss an jenem Punkt Halt machen, den ich in meiner letzten Arbeit als den kritischen bezeichnet habe: am Kern der Ovo- bezw. Spermatocyte I. Ordn. Dieser Kern nimmt bei seiner Entstehung die noch nicht reduzierte Zahl von vier Chromosomen in sich auf; aus ihm scheinen bei der Vorbereitung

zur nächsten Teilung zwei Chromosomen hervorzugehen. Dass also dann später die Ei- und Samenzellen die reduzierte Chromosomenzahl (zwei) aufweisen, diese Thatsache verlangt durchaus keinen spezifischen Reduktionsprozess mehr, sondern sie erklärt sich einfach daraus, dass die fraglichen Zellen die reduzierte Zahl schon von ihren Grossmutterzellen auf dem gewöhnlichen Weg zweier regulärer karyokinetischer Teilungen ererben[1]). Kurz gesagt: nicht die Zweizahl in den Ei- und Samenzellen bedarf der Erklärung, sondern die Zweizahl in den Ovo- und Spermatocyten I. Ordn.

Wenn demnach Weismann sagt (1891 135, pag. 20), dass durch O. Hertwig's Darstellung nicht nur die Reduktionsteilung in den männlichen Keimzellen nachgewiesen, sondern zugleich gezeigt werde, dass dieselbe gerade in der Weise verläuft, wie er (Weismann) es als möglich vorausgesehen habe, so ist diese Behauptung — wie die gleiche für die Ovogenese — einstweilen ganz ungerechtfertigt; und wenn die Abbildungen, die Weismann von der Ovo- und Spermatogenese von Ascaris meg. giebt, so aussehen, als bewiesen sie wirklich die von ihm postulierten zwei Reduktionsteilungen, so rührt dies nur daher, dass die Zeichnungen gerade in dem Punkt schematisiert sind, auf den es eigentlich ankommt. Sollte Weismann mit seiner oben reproduzierten Auffassung Recht haben, so müsste gezeigt sein, dass 1. aus dem ruhenden Kern der Spermato- bezw. Ovocyten I. Ordn. vier Chromosomen hervorgehen, dass 2. jedes von diesen durch einmalige Längsspaltung in zwei Stücke zerfällt, dass 3. die zusammengehörigen Spalthälften sich vollkommen von einander lösen und dass 4. die auf solche Weise entstandenen acht unabhängigen Stücke sich je nach Zufall zu zwei Gruppen von je vieren vereinigen. Wie oben dargelegt worden ist, sind wir von einem solchen Nachweis weit entfernt, ja es muss sogar nach den bis jetzt vorliegenden Thatsachen als unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass Vorgänge, wie sie die Weismann'schen Ausführungen zur Voraussetzung haben, in dieser Weise wirklich bestehen. Und so scheint mir zwar der Grundgedanke, den dieser hochverdiente Forscher in seiner „Amphimixis" durchführt, ein sehr glücklicher zu sein, und ich möchte speziell seiner Anschauung, dass durch die Chromosomen-Reduktion — dieselbe mag zu Stande kommen, wie sie will — die Verschiedenheiten der Kinder gleicher Eltern bewirkt wird, auch meinerseits die grösste Wahrscheinlichkeit zuerkennen. Dagegen scheint mir die

[1]) Das Ausfallen des Ruhestadiums zwischen den beiden Teilungen kann, wie schon oben bemerkt, an der Chromosomen-Zahl nichts ändern, dasselbe verbürgt im Gegenteil für die Dauer des Bestehens der fraglichen Zellgeneration Constanz der Chromosomenzahl.

Detailausführung der Weismann'schen Theorie einstweilen in der Luft zu schweben.

Denn auch die neuesten Untersuchungen, welche über die Chromatinreduktion vorliegen: die Arbeiten von Häcker (1890, 43, 1891, 121), Henking (1890, 45, 1891, 122) und vom Rath (1891, 122), sprechen nicht dafür, dass die Reduktion in der von Weismann postulierten Weise vor sich geht. Betrachten wir zunächst die Ergebnisse vom Rath's, so schliessen sich dieselben auf's engste an die von mir und O. Hertwig für Ascaris meg. festgestellten Verhältnisse an. vom Rath untersuchte die Samenbildung bei der Maulwurfsgrille (Gryllotalpa vulgaris) und fand bei den Teilungen der Spermatogonien stets zwölf Chromosomen. In den Spermatocyten I. Ordnung dagegen treten bei der Vorbereitung zur Teilung sechs grobe mit Höckern versehene Chromatinringe auf, die sich bei stärkster Vergrösserung als aus vier sternchenförmigen Unterabteilungen zusammengesetzt erweisen. Bei der ersten Teilung wird nun jede der sechs vierteiligen Chromatinportionen regulärer Weise in 2 zweiteilige gespalten, deren jede Tochterzelle (Spermatocyte II. Ordnung) demnach 6 erhält; bei der nächsten Teilung werden diese zweiteiligen Stücke abermals halbiert und so erhält jede Samenzelle 6 Elemente. vom Rath bezeichnet die beiden Teilungen als Reduktionsteilungen und sagt, indem er jede Unterabteilung der 6 Ringe von Anfang an als ein Chromosoma rechnet, ganz im Sinne Weismann's: „das Eigenartige der Vorgänge liegt darin, dass beim Beginn der vorletzten Teilung die Zahl der Chromosomen das doppelte der typischen Zahl beträgt, dass ferner bei der vorletzten Teilung die verdoppelte Zahl auf die gewöhnliche Zahl reduziert und bei der letzten Teilung die gewöhnliche Zahl auf die Hälfte herabgesetzt wird.“ — Diese Darstellung ist jedoch ebenso unzulässig, wie die Weismann'sche Interpretation der Hertwig-schen Befunde. Die reduzierte Zahl sechs wird nicht erst in den Samenzellen erreicht, wie es vom Rath darstellt, sondern sie findet sich ja nach seiner eigenen Beschreibung schon in den Spermatocyten I. Ordnung. Hier liegt das Rätsel. Warum kommen hier nicht, wie aus jedem anderen Kern, der bei seiner Entstehung zwölf Chromosomen erhalten hat, wieder zwölf solche Körperchen hervor, sondern sechs Ringe? Wie entstehen diese? In welchem Verhältnis stehen sie zu den zwölf Chromosomen, die den Kern gebildet haben? Hier muss der Vorgang verborgen sein, der die Reduktion bewirkt; die beiden Teilungen dagegen unterscheiden sich in keinem spezifischen Punkt von gewöhnlichen karyokinetischen Teilungen.

Was dann die Angaben Häcker's (1890, 43, 1891, 121) anlangt, so hat dieser in seiner ersten Mitteilung die Bildung der Richtungskörper bei Cyclops so beschrieben, dass die erste Teilung eine Reduktionsteilung

ganz nach dem Weismann'schen Schema vorstellen würde. Von acht vollständig voneinander unabhängigen Doppelstäbchen sollten vier in den ersten Richtungskörper gelangen, vier in die Ovocyte II. Ordnung. Damit wäre die Reduktion vollzogen und nun folge noch eine gewöhnliche Äquationsteilung. In seiner neuesten Arbeit dagegen vertritt Häcker für das gleiche Objekt einen anderen Standpunkt; er kommt zu dem Resultat, dass beide Teilungen als Reduktionsteilungen anzusehen sind. Ich vermag jedoch die neue Darstellung Häcker's mit seiner früheren und besonders mit den in der letzteren gegebenen Abbildungen einstweilen nicht zusammenzureimen und sehe mich deshalb nicht in der Lage, mir über seine Angaben ein Urteil zu bilden. Hoffentlich wird die in Aussicht stehende ausführliche Arbeit bald genauere Aufklärung bringen.

Endlich bleiben uns noch die schönen Untersuchungen Henking's (1890, 45, 1891, 122) zu betrachten übrig. Henking ist bis jetzt der einzige Forscher, der einen Vorgang beschrieben hat, welcher geeignet ist, die Reduktion der Chromosomenzahl zu erklären. Er studierte die Samenbildung bei der Feuerwanze. Bei den Teilungen der Spermatogonien konstatierte er 24 Chromosomen; diese Zahl geht in die Bildung der Spermatocyten I. Ordnung ein. Der Kern dieser Zellen erinnert, wenn er in den Ruhezustand gelangt ist, an das Keimbläschen der Ovocyten und die Übereinstimmung wird noch dadurch erhöht, dass in der Zellsubstanz dotterartige Massen zur Ausbildung kommen. Nun folgt, bei der Vorbereitung zur Teilung, das wichtige Stadium, auf welchem nach Henking der Grund für die Reduktion gelegt wird. Betrachten wir zunächst das Endresultat, so entspricht dasselbe bekannten Verhältnissen. Henking findet nämlich in den karyokinetischen Figuren der Spermatocyten I. Ordn. 12 Doppelchromosomen, welche ganz so aussehen, als seien sie aus 12 einfachen durch unvollständige Teilung hervorgegangen. Allein Henking glaubt an den sich zur Teilung vorbereitenden Kernen mit Sicherheit nachweisen zu können, dass dem nicht so ist, dass vielmehr ursprünglich 24 Chromosomen vorhanden sind, die sich paarweise an einander legen und mit einander verkleben. Indem nun bei der in ganz typischer Weise verlaufenden karyokinetischen Teilung die zu einem Paar vereinigten Chromosomen sich wieder von einander lösen und nach entgegengesetzten Polen auseinanderrücken, erhält jede Tochterzelle (Spermatocyte II. Ordn.) 12 Chromosomen, d. i. die reduzierte Zahl, zugeteilt. Die Reduktion wird also nach Henking durch die paarweise Verklebung der Chromosomen eingeleitet und durch den Kernteilungsakt zu Vollzug gebracht; der Prozess verläuft, wenn auch nicht ganz, so doch in der Hauptsache so, wie es Weismann ursprünglich (1887, 107) annahm, die

Teilung der Spermatocyten I. Ordn. kann als Reduktionsteilung bezeichnet werden.

Es würde an dieser Stelle zu weit führen, die Bilder, die Henking als Illustration des von ihm beschriebenen Verlaufes giebt, eingehender zu diskutieren; ich muss mich auf eine Besprechung des Wesentlichsten beschränken. Betrachtet man von den Abbildungen der zur Teilung sich vorbereitenden Kerne nur Fig. 23a und 25, so scheinen diese in der That Henking's Auffassung unzweideutig zu beweisen. Denn in diesen Figuren beträgt die Zahl der deutlich von einander isolierten Chromatinkörper ohne Zweifel mehr als zwölf. Die Annahme, dass die zwölf Doppelchromosomen, welche bei der Teilung der Spermatocyten I. Ordnung vorliegen, in der typischen Weise aus zwölf einfachen, durch Spaltung hervorgegangen seien, ist danach hinfällig. Sie können nur durch paarweise Verschmelzung von ursprünglich vierundzwanzig Elementen entstanden sein. — Vergleicht man jedoch mit den erwähnten Figuren einige andere, die gleichfalls als Vorbereitungsstadien für die Teilung der Spermatocyten I. Ordnung, und zwar nach Henking selbst als besonders frühe anzusehen sind (Fig. 18 und 19), so versteht man nicht, wie die einen aus den anderen hervorgehen sollen. Denn in Fig. 19 sind zwölf Chromatinringe zu sehen, ganz entsprechend den Ringen, die vom Rath (s. o.) bei Gryllotalpa und schon vor längerer Zeit Flemming (1887 35) in den Spermatocyten von Salamandra nachgewiesen hat. Ich selbst konnte solche Ringe bei der Spermatogenese des Flusskrebses beobachten und kam hier zu dem gleichen Resultat, wie Flemming bei Salamandra, dass nämlich jeder Ring auf Längsspaltung eines fadenförmigen Chromosoma zurückzuführen ist, in der Weise, dass die Enden der Schwesterfäden in Zusammenhang bleiben, während die mittleren Abschnitte auseinanderweichen. Nimmt nun Henking im Gegensatz hierzu an, dass bei der Feuerwanze die zwölf Ringe durch die von ihm beschriebene paarweise Vereinigung von vierundzwanzig Chromosomen entstehen? Oder sollen umgekehrt die zwölf Ringe, deren Entstehung dann unaufgeklärt bliebe, in je zwei Stücke zerfallen, worauf die so gebildeten vierundzwanzig Stücke erst wieder paarweise zusammenträten? Ich vermag aus Henking's Darstellung nicht zu ersehen, wie er sich den Verlauf vorstellt; weder die eine noch die andere Möglichkeit ist aus der Serie der von ihm gegebenen Bilder mit Sicherheit abzuleiten. Sollte die letztere verwirklicht sein, so bliebe der Reduktionsprozess unaufgeklärt, da ja schon die zwölf Ringe die reduzierte Zahl repräsentieren; es käme nur noch ein weiterer rätselhafter Prozess hinzu. Nimmt man aber an, dass aus dem ruhenden Kern direkt vierundzwanzig Chromosomen hervorgehen, die sich dann paarweise

verbinden und Ringe liefern, und dass sich diese Ringe dann in die Doppelchromosomen der karyokinetischen Figur umwandeln, so bleibt es doch immer noch zweifelhaft, ob wir die Reduktion als durch die folgende Teilung bewirkt ansehen dürfen, ob wir von einer Reduktionsteilung sprechen können. Denn die Ringe sehen so einheitlich aus, dass es fast näher liegt, anzunehmen, die beiden Chromatinstücke, aus denen sich der Ring konstituiert, träten in innigere Beziehungen zu einander, und formierten eine Einheit, die sich erst sekundär wieder in zwei Hälften für die zu bildenden Tochterzellen spalte. Dann käme die Reduktion nicht durch Teilung, d. h. durch einfache Verteilung der vierundzwanzig Chromosomen zu je zwölf und zwölf auf die beiden Tochterzellen, zu Stande, sondern durch einen Vorgang, den man als Kopulation oder Konjugation[1]) bezeichnen könnte: durch paarweise Verschmelzung je zweier Chromosomen zu einem einzigen.

Endlich halte ich es nicht für vollkommen ausgeschlossen, dass gerade diejenigen Bilder Henking's, auf welche er die paarweise Vereinigung der Chromosomen gründet, Abnormitäten vorstellen könnten, welche vielleicht mit einem von ihm beschriebenen abnormen Fall (Fig. 30a) in Zusammenhang zu bringen wären. —

Durch die vorstehenden Erörterungen glaube ich gezeigt zu haben, dass zwar gewisse Vorgänge beschrieben worden sind, die vielleicht mit der Chromosomenreduktion in Zusammenhang stehen, dass uns aber eine wirkliche Einsicht in diesen Vorgang bis jetzt fehlt. Es bleibt weiteren Forschungen vorbehalten, dieses Dunkel aufzuhellen.

Nachdem wir im Bisherigen ausschliesslich diejenigen Eigentümlichkeiten der Ovo- und Spermatogenese in's Auge gefasst haben, welche dem männlichen und weiblichen Geschlecht gemeinsam zukommen, erübrigt nun noch, die für die Eibildung einerseits, für die Samenbildung andererseits spezifischen Erscheinungen einer kurzen Betrachtung zu unterziehen, diejenigen also, welche auf die geschlechtliche Differenzierung der Fortpflanzungszellen in Eizellen und Samenzellen abzielen. Einen Unterschied haben wir schon darin kennen gelernt, dass die Zahl der aufeinanderfolgenden Spermatogonien-Generationen im Allgemeinen ausserordentlich viel grösser ist, als die der Ovogonien-Generationen, eine Differenz, welche den gewaltigen Überschuss der Spermatozoën über die Eier bewirkt. Ein auffallenderer Unterschied der männlichen und

[1]) Zu einer ähnlichen Auffassung ist auch Herr Prof. Rückert, wie er mir gesprächsweise mitteilte, bei seinen Untersuchungen über die Ovogenese bei Selachiern gelangt.

weiblichen Zellen selbst tritt dagegen erst in der Generation der Ovo- und Spermatocyten I. Ordnung auf. Zwar konnte oben auch für diese in manchen Fällen noch eine gewisse Übereinstimmung hervorgehoben werden, indem die Spermatocyten eine im Vergleich zu ihren kleinen Enkelzellen, den Spermatozoën, recht beträchtliche Grösse und manchmal selbst eine Art von Dotterkörpern aufweisen. Allein verglichen mit den ihnen gleichwertigen Ovocyten sind sie doch immerhin kleine Zellen. Denn die letzteren wachsen ja zu Dimensionen heran, welche für die allgemeinen Grössenverhältnisse der Zellen in allen Fällen als ausserordentlich, vielfach sogar als kolossal bezeichnet werden müssen. — Es ist nicht uninteressant, sich klar zu machen, dass die Bereitung und Aufspeicherung des gesamten, für das Ei bestimmten Dottermaterials in der Grossmutterzelle des Eies, in der Ovocyte I. Ordnung geschieht, von wo es infolge des rudimentären Zustandes dreier der sich ableitenden Enkelzellen (Richtungskörper) nur in das einzig übriggebliebene funktionierende Ei übergeleitet wird. Auch dass das Spermatozoon in vielen Fällen schon in die Ovocyte I. Ordnung eindringt und nun die beiden noch ausstehenden Teilungen abwartet, bis es in Aktion tritt, ist eine merkwürdige Erscheinung.

Mit dem oft so gewaltigen Wachstum der Ovocyte I. Ordn. geht eine entsprechende Vergrösserung ihres Kerns parallel, der demnach in sehr grossen Ovocyten gleichfalls eine excessive Grösse erlangt und aus diesem Grund als der einzige von allen Zellkernen seit langer Zeit einen besonderen Namen: „Keimbläschen“ erhalten hat. Wenn man es nach den Beziehungen, die wir zwischen Kern und Protoplasma annehmen müssen, begreiflich findet, dass der Kern der Ovocyte dem Zellkörper proportional heranwächst, so muss es umso auffallender erscheinen, dass der Eikern, der doch einer ebenso grossen Zelle angehört und desgleichen der erste Furchungskern, in den grössten wie in den kleinsten Eiern die Dimensionen gewöhnlicher Zellkerne nicht überschreiten. Es wird nämlich schon vor der Teilung der Ovocyte I. Ordn., je grösser ihr Kern, das Keimbläschen ist, ein umso grösserer Teil desselben, speziell seines Chromatins[1]) rückgebildet, sodass schon die Richtungsspindeln die Dimensionen gewöhnlicher Teilungsfiguren nicht übertreffen. Es scheint mir nun, dass dies so zu erklären sein dürfte, dass der Eikern und der nach

[1]) Wie ich schon für Sagitta aus meinen Beobachtungen (1890, 22) schliessen musste, geht jedes der sehr grossen Chromosomen des Keimbläschens durch Substanzverlust in eines der normalmässigen Chromosomen der I. Richtungsspindel über. Herr Prof. Rückert konnte nun, wie er mir mitteilt, diesen Prozess bei Haifischen, wo es sich um noch viel gewaltigere Grössendifferenzen handelt, genau verfolgen.

erfolgter Befruchtung hergestellte erste Furchungskern gar keinen formativen Einfluss auf das Protoplasma auszuüben haben. Das gesamte zur Entwickelung, wenigstens zur ersten Entwickelung, notwendige Material ist vorhanden; nun handelt es sich zunächst um nichts anderes, als die erste Embryonalzelle in eine Anzahl gesetzmässig angeordneter Zellen zu zerfällen. Dieser Vorgang, der Furchungsprozess, scheint aber durch die Anordnung des Eimaterials allein vollkommen bestimmt zu sein, eine Direktion desselben von Seiten der Kerne — deren Entbehrlichkeit übrigens damit keineswegs behauptet werden soll — findet allem Anschein nach nicht statt[1]). Erst wenn eine aktive Spezialisierung der Furchungszellen beginnt, müssen wir wieder engere Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma voraussetzen; zu dieser Zeit aber sind die Furchungszellen schon so klein, dass die ihnen zugehörigen Kerne nun zur Menge des Protoplasmas in keinem Missverhältnis mehr stehen.

Eine weitere Eigentümlichkeit der Ovogenese, die hier erwähnt werden muss, betrifft das Verhalten der Centrosomen. Ich erinnere zunächst an das, was oben über die Beteiligung des Ei-Centrosoma bei der Befruchtung gesagt worden ist. Wir haben dieses Centralkörperchen, auf Grund der Untersuchungen von R. Hertwig und Fol, als ein neben dem Eikern gelegenes kleines Körperchen kennen gelernt. Es braucht also nur noch nachgetragen zu werden, dass dasselbe, wie das Centrosoma einer jeden anderen Zelle mit dem einen Polkörperchen der vorausgegangenen Teilungsfigur identisch ist, dass es also nichts anderes ist, als das innere Polkörperchen der zweiten Richtungsspindel. Nun giebt es aber Fälle, wo die Richtungsspindeln überhaupt keine Polkörperchen erkennen lassen. Auf dieses merkwürdige Verhalten habe ich zuerst bei Ascaris (1887, 17) aufmerksam gemacht; alle Teilungsfiguren bis zur letzten Ovogonien-Generation zeigen die typische Bildung: zwei deutliche Polkörperchen mit ihren Astern, welche in einem bestimmten Teil zur Spindel modifiziert sind. Sowohl die erste wie die zweite Richtungsspindel dagegen sind von ganz anderer Beschaffenheit; sie entstehen anders und auch die Teilungsmechanik scheint eine andere zu sein. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Verhältnisse im Detail einzugehen; es

[1]) Ich schliesse dies vor allem aus folgender Thatsache. Der Furchungsprozess eines Eies von Echinus microtuberculatus ist von dem eines Eies des Sphaerechinus granularis in bestimmten Charakteren unterschieden. Bastardiert man nun Sphaerechinus-Eier mit Echinus-Samen, aus welcher Kreuzung sich stets eine Larvenform entwickelt, welche zwischen den beiden elterlichen genau die Mitte hält, so müsste, wenn schon die Furchung von seiten der Kerne beeinflusst würde, bereits hier eine Modifikation in der Richtung gegen die väterliche Art zu bemerken sein. Dies ist jedoch nicht der Fall.

handelt sich nur darum, den Mangel der Centrosomen zu konstatieren, indem schon daraus allein zu folgern sein dürfte, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel in diesem Fall ausschliesslich vom Sperma-Centrosoma abstammen. Ähnliche Verhältnisse, wie für das Ascaris-Ei wurden später von mir (1890, 22) und Henking (1891, 123) auch für einige andere Fälle festgestellt.

Endlich verlangt noch **die Bildung der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier** eine besondere Betrachtung. Es ist klar, dass einer Eizelle, welche im Stande ist, sich ohne Vereinigung mit einer Samenzelle zu entwickeln, welche also direkt als erste Embryonalzelle zu fungieren vermag, alle zur Entwickelung nötigen Eigenschaften, welche sonst erst durch die Befruchtung hergestellt werden, allein zukommen müssen. Die spezifische Hemmung, welche oben für das befruchtungsbedürftige Ei postuliert wurde, muss dem parthogenetischen fehlen, bezw. sie muss von ihm selbständig überwunden werden können. Etwas Genaueres über diese Verhältnisse lässt sich aber einstweilen nicht sagen. Denn abgesehen von der Schwierigkeit und Strittigkeit dieser ganzen Frage (siehe oben Befruchtungs-Problem) bieten gerade die parthenogenetischen Eier für die Untersuchung jener feinen Vorgänge, auf die es hierbei ankommt, wenig günstige Bedingungen dar.

Besser steht es mit der Beantwortung einer zweiten Frage: wie sich die Kerne und speziell die Chromosomen in parthenogenetischen Eiern und den sich aus denselben entwickelnden Organismen verhalten. Unsere Erfahrungen über die Konstanz der Chromosomenzahl und über die Bedingungen, durch welche sich dieselbe in der Reihe der aufeinander folgenden Generationen erhält, verlangen a priori für die Parthenogenese spezifische Einrichtungen. Denn wie oben berichtet worden ist, besitzt die befruchtungsbedürftige Eizelle und desgleichen die Samenzelle überall nur halb so viele Chromosomen, als die erste Embryonalzelle, von der sie abstammen, und erst durch die Vereinigung beider wird die typische Chromosomenzahl hergestellt. Wird nun bei der parthenogenetischen Entwickelung eines Individuums die Eizelle direkt zur ersten Embryonalzelle, ohne dass für die mangelnden väterlichen Chromosomen hier oder später ein Ersatz eintritt, so muss in den Geschlechtszellen dieses Individuums die Chromosomenzahl bereits auf die Hälfte der typischen Zahl sinken und sie muss bei fortgesetzter Parthenogenese von einer Generation auf die nächste immer wieder um die Hälfte abnehmen. Eine Einrichtung nun, um dies zu verhindern, hat sich bei manchen Fällen von Parthenogenese im Anschluss an die Richtungskörperbildung entwickelt. Schon zu jener Zeit, wo man die Richtungskörper

noch als Auswürflinge ansah, und zwar als Eibestandteile, welche entfernt werden müssten, um dem Spermatozoon Platz zu machen, musste man vermuten, dass die Ausstossung der Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern fehlen werde, und man erwartete die Feststellung des Thatbestandes als ein Kriterium, ob jene Hypothesen richtig sein könnten. Der Erste, der zur Klärung dieser Frage beitrug, war Weismann (106), der bei parthenogenetischen Daphniden-Eiern das Vorkommen eines Richtungskörpers nachweisen konnte. Dass es nur einer sei, im Gegensatz zu den zwei Richtungskörpern, die von befruchtungsbedürftigen Eiern gebildet werden, hat zuerst Blochmann (1887, 8) betont, worauf Weismann, der mittlerweile in Gemeinschaft mit Ischikawa (109, 110) seine Untersuchungen über eine grössere Zahl von parthenogenetischen Eiern ausgedehnt hatte, gerade diese Differenz als ein allgemeines, später freilich von Blochmann (1889, 11) und Platner (1889, 86) wesentlich eingeschränktes, Gesetz formulierte (1887, 107) und zum Ausgangspunkt seiner oben referierten Vorstellungen über die Ahnenplasmen (Ide) und deren Reduktion machte. Wie dort erwähnt, gipfelten diese Erörterungen darin, dass die Bildung des zweiten Richtungskörpers den Zweck habe, die Zahl der bei der Befruchtung zusammengeführten Ide auf die Hälfte herabzusetzen, worauf bei der nächsten Befruchtung die typische Zahl wieder hergestellt würde. Und da ja nun im parthenogenetischen Ei diese sonst durch die Befruchtung bewirkte Verdoppelung nicht zu stande kommt, so brauche auch die vorausgehende Reduktion auf die Hälfte nicht stattzufinden, die Reduktionsteilung, die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers unterbleibt.

So gewiss diese Ausführungen einen richtigen Kern enthalten, so sind sie doch andererseits von manchem Unbewiesenen, ja voraussichtlich Unrichtigen und Unbefriedigenden nicht frei. Einmal beruhen sie auf einer Hypothese, der Iden-Hypothese; sodann nehmen sie die Bildung des zweiten Richtungskörpers als Reduktionsteilung in Anspruch, was, wenn mit dieser Reduktion die Iden-Reduktion gemeint ist, gleichfalls rein hypothetisch, wenn die Reduktion der Chromosomenzahl darunter verstanden wird, unrichtig ist. Endlich aber ignorieren sie die morphologische Wertigkeit des zweiten Richtungskörpers und drücken diese als rudimentäres Ei erkannte Zelle wieder zu jenem blossen Auswürfling herab, der dem Spermatozoon Platz machen soll.

Ich setzte deshalb an die Stelle der Weismann'schen Erklärung eine etwas andere (1887, 17, 1890, 22), von der ich glaube, dass sie, ohne den festen Boden der Thatsachen zu verlassen, das Fehlen des zweiten Richtungkörpers bei gewissen parthenogenetischen Eiern auf's Beste ver-

ständlich macht. Fragt man sich nämlich, wie, nachdem die Eizelle in typischer Weise gebildet ist und also die reduzierte Zahl von Chromosomen enthält, ein Ersatz für die väterlichen Chromosomen geschaffen werden könnte, so wäre dies ohne Zweifel dadurch möglich, dass der zweite Richtungskörper zwar sich bilden, aber wieder mit dem Ei verschmelzen würde. Denn 1. besitzt derselbe genau ebensoviele Chromosomen wie das Ei und also auch wie das Spermatozoon, und 2. sind die Chromosomen des zweiten Richtungskörpers denen der Ei- und Samenzelle vollkommen gleichwertig, wie sich daraus ergiebt, dass sie, falls sie abnormerweise dem Ei zugeteilt werden (siehe oben), sich ganz ebenso an der Entwickelung beteiligen, wie die normalen Ei- und Sperma-Chromosomen. Es ist nun einleuchtend, dass derjenige Kernbestand, der durch eine Verschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt würde, in einfacherer Weise dadurch erreicht werden kann, dass die für den zweiten Richtungskörper bestimmten Chromosomen gar nicht ausgestossen werden. Es genügt, wenn die in der Ovocyte II. Ordn. vorhandenen Chromosomen sich in der gewöhnlichen Weise in je zwei Hälften spalten, wodurch einerseits die typischen Kernelemente des Eies, andererseits diejenigen des zweiten Richtungskörpers geschaffen werden; — weiter braucht der Prozess nicht zu gehen, vielmehr können die beiderlei Elemente nun sofort zur Bildung eines einheitlichen ersten Furchungskernes mit normaler Chromosomenzahl zusammentreten.

Dass sich bei genauerer Untersuchung der fraglichen parthenogenetischen Eier ein derartiger Vorgang wird nachweisen lassen, scheint mir nach dem, was wir von der Richtungskörperbildung befruchtungsbedürftiger Eier wissen, unzweifelhaft zu sein. Überdies vermochten sowohl ich selbst als auch O. Hertwig (1890, 22, 55) für Fälle, wo Parthenogenese nur als Ausnahme, bezw. nur ansatzweise vorkommt, Verhältnisse nachzuweisen, die genau der oben aufgestellten Forderung entsprechen. Es legt sich die zweite Richtungsspindel an, die chromatische Äquatorialplatte spaltet sich in regulärer Weise in zwei Tochterplatten; aber die Zellteilung kommt nicht zu Stande, vielmehr wird die Teilungsfigur wieder rückgebildet, und es entstehen zwei ruhende Kerne: ein normaler Eikern und neben ihm noch ein zweiter, vollkommen identischer Kern, der eigentlich für den zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wäre und der imstande ist, den Spermakern — abgesehen von dessen individuellen Eigenschaften — quantitativ und qualitativ vollkommen zu ersetzen.

Bei dieser Auffassung bleibt dem zweiten Richtungskörper seine morphologische Bedeutung gewahrt; der Verlauf der Ovogenese beim parthenogenetischen Ei entspricht hiernach bis zum Schluss der Ovogenese des

befruchtungsbedürftigen und das Spezifische bei der ersteren liegt nur darin, dass das an sich bedeutungslose rudimentäre Ei — genannt zweiter Richtungskörper — eine neue Verwendung findet, indem sein Kern durch einen Prozess, den man als abgekürzte Wiedervereinigung zweier aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Tochterzellen bezeichnen könnte, dem funktionierenden Ei einverleibt wird, wo er den Spermakern vertritt.

Glaubte man anfangs das Fehlen des zweiten Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern als ein allgemein giltiges Gesetz ansehen zu dürfen, so wies später Bloehmann (10, 11) für die parthenogenetischen Eier der Honigbiene und Platner (86) für diejenigen des Schwammspinners (Liparis dispar) nach, dass hier in ganz typischer Weise zwei Richtungskörper gebildet werden. Es ist bemerkenswert, dass es sich bei den Fällen mit nur einem Richtungkörper um rein parthenogenetische Eier handelt, bei den letztgenannten dagegen um fakultativ parthenogenetische, d. h. um solche, welche für das Eindringen eines Spermatozoon eingerichtet sind, und die erst, wenn dieses ausbleibt, sich zu einer selbständigen Entwickelung anschicken. Höchst wahrscheinlich hängt die Verschiedenheit in der Zahl der Richtungskörper mit dieser Differenz zusammen und findet ihre richtige Erklärung wohl in der Erwägung, dass sich die fakultativ parthenogenetischen Eier unter allen Umständen so ausbilden werden, wie es dem phylogenetisch älteren Verhalten: der eintretenden Befruchtung, entspricht. Dabei ergiebt sich aber, dass diese Eier im Fall der Parthenogenese ihre Entwickelung nur mit der Hälfte der bei erfolgter Befruchtung vorhandenen typischen Chromosomenzahl beginnen, und es muss nun einen anderen Vorgang geben, durch welchen die hierdurch eingeleitete Verminderung des Chromatins und der Chromosomenzahl ausgeglichen wird. Worin dieser besteht, bleibt noch zu untersuchen. —

Stellen wir nun den spezifischen Eigentümlichkeiten der Ovogenese diejenigen der Spermatogenese gegenüber, so ergeben sich naturgemäss wesentliche Unterschiede. Die Besonderheit der Ovogenese betrifft in erster Linie die Generation der Ovocyten I. Ordnung; hier wird die charakteristische Beschaffenheit der weiblichen Sexualzellen, die Ausstattung mit Nährsubstanz hergestellt; von hier geht dieselbe nahezu unverändert auf das Ei über, das demnach sofort bei seiner Entstehung vollkommen fertig und reif ist. Anders ist es bei der Spermatogenese. Hier, wo die spezifische Ausbildung der zur Befruchtung bestimmten Zelle auf der äussersten Konzentration aller Zellbestandteile beruht, wo dieselbe einerseits auf besondere Kleinheit, andererseits aber auf Bewegungsfähigkeit gerichtet ist, kann sie sich erst an der Samenzelle selbst vollziehen. So besitzen nicht nur die Spermatocyten I. und II. Ordnung noch den Habitus gewöhnlicher indifferenter Zellen,

sondern dieser erbt sich auch noch auf die Samenzelle selbst fort. Die Samenzelle ist also bei ihrer Entstehung noch unreif, sie ist noch nicht „Spermatozoon" und führt deshalb zunächst den besonderen Namen **„Spermatide"** (von La Valette St. George). Die Umwandlung der Spermatiden in reife Spermatozoën (Samenfäden) ist das Spezifikum der Spermatogenese, weshalb in einem beschränkten Sinne die Bezeichnung „Spermatogenese" speziell für diese Umbildungsvorgänge gebraucht wird.

Die Litteratur über diesen Gegenstand, welche seit den grundlegenden Untersuchungen Kölliker's und anderer Forscher bis in die neueste Zeit zu einer ausserordentlichen Reichhaltigkeit angewachsen ist, findet ihre eingehendere Berücksichtigung in einem anderen Kapitel. Im Folgenden sollen daher nur diejenigen Erscheinungen kurz zur Sprache kommen, welche schon jetzt mit den Befruchtungsphänomenen in engere Beziehung gebracht werden können; es wird also vor allem der Kern und das Centrosoma der Spermatiden unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen. Was den ersteren betrifft, so glaube ich nicht weiter zurückgreifen zu müssen, als auf die ausgezeichneten Untersuchungen Flemming's bei Salamandra (1880, 32), durch welche dieser Forscher zuerst an einer kontinuierlichen Serie von Bildern den sicheren Nachweis führte, dass der kleine, anscheinend homogene Kern des Spermatozoënkopfes auf die Chromosomen, welche die Spermatide bei ihrer Entstehung aus der Samenmutterzelle erhalten hat, zurückzuführen ist. Flemming verfolgte schon damals und noch genauer in einer neueren, mit verbesserten Methoden ausgeführten Arbeit (1888, 36), wie jene Chromosomen sich in der Spermatide zunächst zu einem typischen, ruhenden Kern anordnen und wie dessen chromatisches Gerüst sich später „zu einem Strang streckt, welcher anfangs dick und kurz ist, sich dann immer mehr verlängert, verdünnt und dabei verdichtet, bis er die bekannte, spiessförmige Gestalt des ausgebildeten Kopfes erhalten hat." Die Richtigkeit dieser Beobachtungen wurde später von anderen Autoren bei den verschiedensten Tiergruppen bestätigt. Nur für einzelne Fälle ergab sich in einem zwar untergeordneten, aber nicht uninteressanten Punkt eine Abweichung, in der Art, dass sich die Chromosomen der Spermatiden nicht erst in das Gerüst eines ruhenden Kernes umbilden, sondern direkt zu dem homogenen Chromatinkörper, den wir in den reifen Spermatozoën vorfinden, zusammenballen. So verhält es sich z. B. nach den Untersuchungen von van Beneden und Julin (1884, 6) und O. Hertwig (1890, 55) bei Ascaris megalocephala. Diese Modifikation ist nun nicht ohne Wichtigkeit für die oben schon berührte, bedeutungsvolle Frage, ob in dem konzentrierten Kern des reifen Spermatozoon das Chromatin zu einer einheitlichen Masse ver-

schmolzen ist, oder ob die Chromosomen, die wir in den Kern der Spermatozoon eingehen sehen, mit denjenigen, welche bei der Befruchtung aus dem Spermakern in gleicher Zahl wieder hervorgehen, im einzelnen identifiziert werden dürfen. Für gewöhnlich ist eine Entscheidung durch Beobachtung ebenso unmöglich, wie für das Gerüst des ruhenden Kerns, dagegen konnte ausnahmsweise am Kern der Samenzellen von Ascaris eine Struktur beobachtet werden, welche meines Erachtens entschieden für eine dauernde Selbständigkeit der konstituierenden Chromosomen sprechen dürfte. An diesem so ausserordentlich günstigen Objekt, wo die Zahl der chromatischen Elemente nur zwei beträgt, konnte sowohl O. Hertwig (1890, 55), als ich selbst (1888 20) in der gewöhnlich homogen erscheinenden Chromatinkugel zuweilen einen feinen Spalt nachweisen, welcher die Kugel in zwei Hälften teilt und, wie die weiteren Schicksale des Spermatozoon im Ei lehren, die Grenze zwischen den beiden, von der Samenzelle gelieferten Chromosomen bezeichnet. Ich bezweifle nicht, dass wir die Fälle, in denen die einzelnen Chromosomen im Spermakern verschwunden zu sein scheinen, nach den eben besprochenen beurteilen müssen.

Den Übergang des Centrosoma der Spermatide in dasjenige des reifen Spermatozoon, wie wir es oben nach dem Eindringen in's Ei als Strahlung-erregendes Centrum kennen gelernt haben, hat bis jetzt nur Platner (1889, 87) beschrieben, und zwar für Schmetterlinge (Pygaera bucephala). Er giebt eine kontinuierliche Serie von Bildern, an der man die Schicksale des Centrosoma von jenem Stadium an, wo dasselbe noch als Polkörperchen der vorausgegangenen Teilungsfigur imponiert, bis zu dem Moment, wo das Spermatozoon in allen seinen wesentlichen Teilen fertiggestellt ist, verfolgen kann. Das Centrosoma kommt dabei an diejenige Stelle des Kerns zu liegen, welcher dem Schwanzfaden entgegengesetzt ist, es bildet also die Spitze des Kopfes.

So klar die von Platner gegebenen Abbildungen seine Darstellung illustrieren, so scheint nichtsdestoweniger die Richtigkeit derselben durch die neueren Untersuchungen Henking's (1890, 46, 1891, 122) wieder in Zweifel gestellt zu werden. In seiner schon oben besprochenen Arbeit über die Spermatogenese der Feuerwanze (Pyrrhocoris apterus) giebt Henking eine genaue Beschreibung der Umwandlungen von der Spermatide zum reifen Spermatozoon, aus der sich eine ausserordentlich grosse Übereinstimmung dieses Objekts mit dem von Platner studierten, ergiebt. Umso mehr muss es auffallen, dass Henking das an der Spitze des Kopfes gelegene, von Platner auf das Centrosoma der Spermatide zurückgeführte Körperchen aus einem Teil des sogenannten Mitosoma (Platner)

entstehen lässt, d. h. aus einem ziemlich rätselhaften Körper, der sich aus dem centralen Teil der sogenannten Verbindungsfasern (siehe Zelle) entwickeln soll. Und wenn man auch annehmen wollte, dass Henking sich in diesem Punkt getäuscht habe, so sprechen doch seine klaren Ergebnisse über die Befruchtung von Schmetterlingseiern (Pieris brassicae) nicht minder gegen die Platner'schen Angaben. Musste man nach diesen erwarten, dass die sogenannte Spermastrahlung, welche der Spermakopf nach seinem Eindringen in's Eiprotoplasma hier erzeugt, an der Spitze des Kopfes auftrete, so konnte Henking umgekehrt nachweisen, dass das Centrum, welches die Strahlung erregt (Henking's Arrhenoid) am hinteren Ende des Kopfes, da wo sich der Schwanzfaden ansetzt, seine Lage hat. Es bleiben hier also unter allen Umständen Differenzen, zu deren Aufklärung erneute Untersuchung notwendig ist, wie ja auch die Bedeutung des „Mitosoma“, sowie des sogenannten „Nebenkerns“ (sofern unter diesem nicht das Centrosoma mit seiner Umgebung verstanden wird) noch gänzlich im Dunkeln liegt. Ich glaube deshalb, die Litteratur über diese Verhältnisse einstweilen übergehen zu dürfen.

Zum Schluss sollen noch die neuesten Ergebnisse über die geschlechtlichen Vorgänge bei den einzelligen Tieren kurz zur Sprache kommen. Es war besonders die in jüngster Zeit erreichte Einsicht in die Individuen-Mischung bei den Wimper-Infusorien, in die sog. **Konjugation,** welche sich für die Auffassung der Befruchtungsvorgänge bei den höheren Tieren als höchst bedeutungsvoll erwies. Unter den älteren Forschern, welche dieses Gebiet erschlossen und erfolgreich bearbeitet haben, sind vor allem Balbiani, Stein und Engelmann zu nennen. Von grösster Wichtigkeit waren sodann die klassischen Untersuchungen Bütschli's (1876, 25), durch welche der Beginn einer neuen Epoche bezeichnet wird. Erst Bütschli erkannte und bewies durch die Vergleichung mit den Zellteilungsfiguren der höheren Tiere, dass es sich bei den inneren Vorgängen der Konjugation um Veränderungen (Teilung etc.) von Kernen handelt; erst er hat damit nicht nur den vollgültigen Beweis für die schon früher vielfach behauptete „Einzelligkeit“ der Infusorien erbracht, sondern auch im Speziellen für das Problem der Konjugation den sicheren Boden geschaffen, auf welchem alle späteren Untersuchungen fussen. So wertvoll und erfolgreich aber auch die Arbeiten Bütschli's und einiger seiner Nachfolger waren, so gelang es doch erst in allerneuester Zeit, den eigentlichen Kernpunkt des Konjugationsprozesses aufzudecken und das Problem in der Hauptsache zum Abschluss zu bringen. Wir verdanken diese Errungenschaft vor allem den vorzüglichen, über eine

sehr grosse Zahl von Formen ausgedehnten Untersuchungen von Maupas (1889, 77), sowie einer ausgezeichneten Abhandlung von R. Hertwig (1889, 59) über die Konjugation des Fäulnis-Infusoriums Paramaecium.

Da die Konjugationsprozesse im Prinzip sich überall in gleicher Weise abspielen, kann ich mich auf die Schilderung eines speziellen Falles beschränken und wähle hierzu den Konjugationsverlauf, wie er von Maupas für Colpidium colpoda dargestellt worden ist. Ein nach Maupas entworfenes, in untergeordneten Punkten abgeändertes Schema (Fig. 14) kann die Beschreibung ergänzen. Die Konjugation wird dadurch eingeleitet, dass sich zwei vollkommen gleichartige Individuen (A und B) mit derjenigen Seite, welche die Mundöffnung (das Cytostom) trägt, aneinander legen und durch Resorption der Cuticula in einem schmalen Bereich mit einander verschmelzen, sodass das Protoplasma des Infusoriums A mit dem von B durch eine enge Brücke in direkter Verbindung steht. Man kann diese Vereinigung als den äusseren Konjugationsvorgang bezeichnen, der innere spielt sich ausschliesslich an den Kernen ab. Wie bei den meisten ciliaten Infusorien zeigt sich auch bei Colpidium jene eigentümliche Arbeitsteilung der Kernsubstanz, welche dazu geführt hat, dass in jedem Individuum dauernd zweierlei Kerne bestehen, ein sog. Hauptkern oder Nukleus, auch Makronukleus genannt, (M) von beträchtlicher Grösse und gleichartiger, dichter Chromatin-Struktur, und neben diesem ein viel kleinerer bläschenförmiger Kern mit einem chromatischen Verdichtungsherde, der sog. Nebenkern, Paranukleus, Mikronukleus oder Nukleolus (m). Da unsere Einsicht in die Bedeutung dieser Differenzierung gerade auf dem Verhalten der beiderlei Kerne während der Konjugation beruht, ist es zweckmässig, die Vorstellungen, zu denen die Forscher auf diesem Gebiet hierüber gelangt sind, der Beschreibung der Konjugationsphänomene nachfolgen zu lassen.

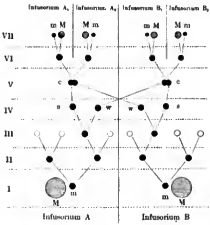


Fig. 14.

Über die Schicksale, welche der Makronucleus während der Kon-

jugation erleidet, können wir uns kurz fassen: er erfährt eine allmähliche Degeneration, die mit einem Zerfall desselben in eine grössere oder geringere Zahl von Fragmenten eingeleitet wird und mit vollständiger Auflösung dieser Teilstücke endigt. Eine aktive Rolle spielt sonach der Hauptkern bei der Konjugation nicht[1]), diese kommt vielmehr ausschliesslich dem Nebenkern zu. Die ersten Vorbereitungen desselben zur Konjugation bestehen darin, dass er, ziemlich gleichzeitig in beiden Paarlingen, beträchtlich grösser wird und sich in zwei Tochterkerne teilt (Fig. 14, Stad. II). Diese Teilung, wie auch alle folgenden Teilungen der Nebenkernabkömmlinge, vollzieht sich durch einen Prozess, der trotz mancher Besonderheiten grosse Ähnlichkeit mit der karyokinetischen Teilung der Zellen höherer Tiere aufweist und ohne Zweifel, wie diese, dem Zweck dient, eine gesetzmässige Halbierung der chromatischen Substanz zu bewirken. Die beiden Abkömmlinge eines jeden Nebenkerns teilen sich alsbald abermals, so dass in jedem Individuum vier Mikronuklei vorhanden sind (Stad. III). Von diesen vier Kernen gehen drei (die weiss gezeichneten) zu Grunde; einer — und zwar nach Maupas' Beobachtungen derjenige, welcher der Protoplasmabrücke am nächsten liegt, — ist zur Weiterentwickelung bestimmt. Dieser bevorzugte Kern teilt sich nun seinerseits in zwei Tochterkerne (Stad. IV), die man Konjugationskerne nennen kann. Die Schicksale dieser Kerne nämlich bezeichnen, nach der Entdeckung von Maupas und R. Hertwig, das eigentliche Wesen der Konjugation. Während der eine (s) in dem Individuum, in welchem er entstanden ist, verbleibt und demgemäss den Namen stationärer Kern führt, wandert der andere (w) in das andere Individuum hinüber, in der Weise, dass die beiden „Wanderkerne" durch die enge Protoplasmabrücke an einander vorbeigeschoben werden (Stad. IV—V). Das Bild, das die beiden Paarlinge nach diesem Kernaustausch darbieten, ist sonach von demjenigen vor dem Austausch nicht wesentlich verschieden: jedes Individuum enthält wieder zwei gleichartige Konjugationskerne, nur mit dem bedeutungsvollen Unterschied, dass diese beiden Kerne jetzt von zwei verschiedenen Individuen stammen. Mit dem Austausch der Kerne ist der Zweck der Verlötung der beiden Paarlinge erfüllt, dieselben schliessen sich nun allmählich wieder gegen einander ab, um sich früher oder später vollständig zu trennen.

Die weiteren Schicksale der Kerne sind sehr einfach. Im Infusorium A vereinigt sich der Wanderkern von B mit dem stationären Kern von

[1]) Aus diesem Grunde ist in dem Schema der Hauptkern (M) nicht durch die einzelnen Konjugationsphasen hindurch verfolgt.

A, im Individuum B der Wanderkern von A mit dem stationären Kern von B, ohne dass es aber bei dieser Verbindung zu einer wirklichen Vermischung der Kernbestandteile zu kommen scheint. Vielmehr sprechen alle Beobachtungen dafür, dass, wenn sich nunmehr dieser konjugierte Kern (c) zur Teilung auschickt (Stad. V—VI), die Bestandteile der beiden in seine Bildung eingegangenen Kerne noch volle Selbständigkeit besitzen und sich selbständig halbieren. Die beiden Abkömmlinge des konjugierten Kerns verhalten sich bei den einzelnen Infusorien-Abteilungen verschieden. In dem Fall des Colpidium teilt sich ein jeder dieser Tochterkerne abermals (Stad. VI—VII) uud liefert zwei Kerne, von denen der eine zu einem neuen Hauptkern (M), der andere zu einem Nebenkern (m) wird. Indem sich nunmehr jedes aus der Konjugation hervorgegangene Individuum teilt (A in A_1 und A_2, B in B_1 und B_2), erhält jedes Tochterindividuen einen dieser neuen Haupt- und Nebenkerne, womit der typische Ruheznstand, von dem wir ausgegangen sind, wieder erreicht ist.

Die Übereinstimmung der im Vorstehenden kurz zusammengefassten Konjugations-Erscheinungen mit den Befruchtungsvorgängen der höheren Organismen ist unverkennbar; allein es kommen bei der Konjugation noch einige Besonderheiten hinzu, die der Erklärung bedürfen. Hierher gehört vor allem der Gegensatz von Hauptkern und Nebenkern. Wie schon Bütschli vermutete und nach den Ergebnissen Maupas' und R. Hertwig's kaum mehr zu bezweifeln ist, haben wir diese Differenzierung in zweierlei Kerne so aufzufassen, dass der Hauptkern die gesamten Lebensvorgänge, soweit sie eben unter Kerneinfluss stehen, zu leiten hat — bis zum Eintritt der Konjugation. Mit diesem Moment beginnt er abzusterben und nun tritt der bisher latente Nebenkern in Thätigkeit, um nach Ablauf der Konjugationsprozesse einen neuen Haupt- und Nebenkern zu liefern. Man könnte auf Grund dieser Thatsachen den Hauptkern als funktionierenden, den Nebenkern als Reservekern bezeichnen; oder, um die Rolle, die der Nebenkern bei der Konjugation spielt, auszudrücken, diesen als Geschlechtskern, den Hauptkern dagegen als Stoffwechselkern (R. Hertwig) oder somatischen Kern.

Viel schwieriger ist die Thatsache zu deuten, dass sich der Nebenkern nicht direkt, wie es doch als das einfachste erscheinen möchte, in einen stationären und einen Wanderkern teilt, sondern dass zunächst vier Enkelkerne gebildet werden, von denen drei zu Grunde gehen, während der vierte durch Teilung die beiden Konjugationskerne liefert. Wohl alle Autoren, welche sich über diese Frage geäussert haben, stellen diesen eigentümlichen Vorgang mit der Bildung der Richtungskörper in Parallele, sei es, dass sie nur ganz im allgemeinen die Ähnlichkeit beider

Erscheinungen betonen, oder dass sie, wie Giard (1890, 41) eine direkte Homologie zwischen beiden behaupten, oder endlich, dass sie die von ihnen angenommene physiologische Bedeutung der Richtungskörperbildung auf die fraglichen beiden Teilungen des Konjugationsprozesses übertragen, wie es Weismann (1891, 135) thut, der in diesen zwei Teilungen Reduktionsteilungen (siehe oben) sieht, welche den Zweck haben, die vorher auf das Doppelte gebrachte Idenzahl auf die Hälfte der Normalzahl herabzusetzen. Ich brauche nach den bei Besprechung der Richtungskörper gegebenen Ausführungen kaum zu betonen, dass mir eine derartige Deutung der in Rede stehenden Teilungen des Nebenkerns einstweilen nicht begründet erscheint. Meiner Meinung nach besteht vielmehr die Vergleichbarkeit beider Prozesse vor allem darin, dass einer wie der andere rudimentäre Vorgänge sind, welche in erster Linie einer morphologischen Erklärung bedürfen. Wie eine richtige Auffassung der Richtungskörperbildung erst durch die Erkenntnis angebahnt werden konnte, dass die Richtungskörper rudimentäre Eier, bezw. Eimutterzellen sind, so scheint mir auch ein tieferes Eindringen in die Bedeutung der fraglichen Teilungen bei den Infusorien davon abhängig zu sein, ob es gelingt, die ursprüngliche Funktion der drei jetzt dem Untergang bestimmten Abkömmlinge des Nebenkerns zu eruieren. Vielleicht vermag eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Formen der Konjugation dereinst hierauf eine Antwort zu geben.

Gegenüber der auffälligen Übereinstimmung, welche Konjugation und Befruchtung in den eben besprochenen vorbereitenden Prozessen aufweisen, glaubte man bisher einen wesentlichen Unterschied zwischen beiden darin finden zu müssen, dass bei der Befruchtung der durch jene vorbereitenden Teilungen hergestellte Kern direkt den zur Kopulation bestimmten Kern (Ei- oder Spermakern) vorstellt, während er bei der Konjugation erst noch einmal eine Teilung eingeht, ehe der mit der Befruchtung verglichene Akt: der Austausch der Wanderkerne und die wechselweise Vereinigung der stationären und Wanderkerne statthat. So sagt Weismann (135): „Diese letzte Teilung hat kein Analogon bei den Metazoën, einfach deshalb, weil bei diesen die Keimzellen immer nur männlich oder weiblich sind, während bei den Infusorien derselbe Mikronukleus beiderlei Kopulationskerne zu liefern hat.“

So richtig diese Betrachtungsweise auf den ersten Blick zu sein scheint, so zeigt ein tieferes Eindringen, dass die fragliche letzte Kernteilung des konjugierenden Infusoriums doch einer bestimmten Teilung bei der Befruchtung der Metazoën entspricht, dass sie nämlich, gemeinsam mit der entsprechenden Kernteilung des anderen Paarlings, der Tei-

lung des ersten Furchungskerns gleichzusetzen ist. Eine Überlegung, wie sich die Konjugation der ciliaten Infusorien entwickelt haben kann, scheint mir unweigerlich zu dieser Konsequenz zu führen. Denn so, wie wir den Konjugationsprozess jetzt ablaufen sehen, kann derselbe unmöglich entstanden sein. Der Austausch der Kerne zwischen zwei partiell verschmolzenen Zellen ist ein so komplizierter Vorgang, dass derselbe ohne Zweifel eine lange Vorgeschichte voraussetzt; und wenn man sich nun fragt, auf welche einfachen Zustände diese zurückgehen kann, so wird man als den Anfang wohl nichts anderes als eine vollkommene Verschmelzung zweier Individuen mit darauf folgender Teilung betrachten können.

Eine solche einfache Form der Konjugation, von welcher sich, meiner Meinung nach, einerseits der Befruchtungsvorgang der Metazoën und Metaphyten, andererseits die Konjugation der Wimperinfusorien durch divergente Weiterbildung entwickelt hat, ist kürzlich durch Ischikawa (1891, 125) für Noctiluca miliaris, ein Protozoon aus der Gruppe der Flagellaten oder Geisselinfusorien beschrieben worden (vergl. Fig. 15 links). Jede in Konjugation tretende Noctiluca besitzt einen einzigen Kern. Die beiden konjugierenden Individuen verschmelzen vollkommen, die Kerne (A und B) aber legen sich zwar zu direkter Berührung an einander (AB), bewahren aber ihre Selbständigkeit. Wenn sich dann das aus der Verschmelzung hervorgegangene Individuum, das man als Zygote bezeichnen könnte, zur Teilung anschickt, werden an den beiden Polen der Achse, längs welcher sich die Kerne berühren, kleine Körperchen sichtbar, die mit Ischikawa wohl als Centrosomen zu deuten sind. Zwischen diesen beiden Centren teilen sich nun die beiden Kerne ganz parallel (ab — ab) und zwar nach einem Modus, der auffallend an die Teilungsfiguren der Nebenkerne bei den ciliaten Infusorien erinnert. Der Effekt ist, dass jede Tochterzelle von jedem der beiden Kerne die Hälfte zugeteilt bekommt, dass sie also eine gleichmässige Mischung (ab) der Kernsubstanz der beiden konjugierenden Individuen enthält.

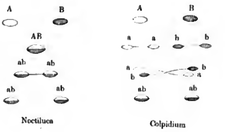


Fig. 15.

Die Übereinstimmung dieses Prozesses mit dem zuerst von E. van Beneden festgestellten Verhalten der Kerne bei der Befruchtung und

Teilung des Metazoën-Eies ist eine so vollkommene, dass wir als Ausgangspunkt für die geschlechtliche Fortpflanzung der höheren Tiere und Pflanzen ohne Zweifel eine solche primitive Konjugationsform, wie wir sie bei Noctiluca verwirklicht finden, anzusehen haben. Diese Ableitung wird um so sicherer, als es gerade die Flagellaten sind, welche in der Gruppe der Kolonien-bildenden Volvocineen den Übergang von den einzelligen zu den vielzelligen Organismen vermitteln und in verschiedenen Abstufungen zur Anschauung bringen (vergl. Bütschli, Protozoa, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs). Hierüber nur das Wichtigste:

Bei der Gattung Pandorina, welche den tiefsten Zustand repräsentiert, sind 16 oder 32 gleichartige Zellen zu einer in eine Gallertkugel eingelagerten Kolonie verbunden. Die Fortpflanzung vollzieht sich für gewöhnlich in der Weise, dass einfach jede Zelle der Kolonie durch successive Teilung in 16 oder 32 kleine Zellen zerfällt, welche in Zusammenhang bleiben und zu einer neuen Kolonie heranwachsen. Zu gewissen Zeiten aber wird die Succession der in solcher Weise sich fortpflanzenden Kolonien durch einen Konjugationsakt unterbrochen. Es entstehen Kolonien, deren Individuen nicht direkt je eine neue erzeugen, sondern in's Wasser ausschwärmen, um paarweise zu verschmelzen; und erst aus dem so entstandenen konjugierten Individuum geht dann die neue Kolonie hervor. Hier handelt es sich um eine Form der Konjugation, die, ohne genauer untersucht zu sein, jedenfalls mit der Konjugation von Noctiluca vollkommen übereinstimmt; und der Fortschritt zu den Verhältnissen der Metazoën besteht lediglich darin, dass die auf die Konjugation folgenden Zellteilungen, welche zur Entstehung der Kolonie, also eines Individuums höherer Ordnung führen, die ersten Anfänge des Furchungsprozesses der Metazoën darstellen. Den Metazoën um einen Schritt näher steht die Gattung Eudorina, deren aus 16 oder 32 Zellen bestehenden Kolonien in allem Wesentlichen mit denen der Pandorina übereinstimmen. Nur darin besteht ein für unsere Betrachtungen hochwichtiger Unterschied, dass an Stelle der bei Pandorina ganz gleichartigen konjugierenden Individuen sexuell differenzierte getreten sind. Man unterscheidet hier zu gewissen Zeiten männliche und weibliche Kolonien. Die letzteren sind von den gewöhnlichen Kolonien kaum verschieden; jede Zelle der Kolonie repräsentiert direkt eine weibliche Geschlechtszelle, eine Oospore. In den männlichen Kolonien dagegen zerfällt jede Zelle in 16 oder 32 sehr kleine stabförmige Spermatozoiden, welche die weiblichen Kolonien aufsuchen, worauf sich je ein Spermatozoid mit einer Oospore vereinigt. Sind hier bereits alle wesentlichen Momente der geschlechtlichen Fortpflanzung der höheren Pflanzen und Tiere gegeben, so kommt schliesslich bei der Gattung Volvox, deren Kolonien aus

vielen Tausenden von Zellen bestehen, auch noch die Differenzierung in rein somatische und reine Fortpflanzungszellen hinzu, weshalb diese Form trotz engster Verwandtschaft mit den vorher besprochenen von manchen Autoren (Goroshankin u. Bütschli) nicht mehr als eine Kolonie einzelliger Organismen, sondern bereits als ein vielzelliger Organismus einfachster Art angesehen wird.

Ganz ebenso wie die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoën und Metaphyten kann man nun auch die oben beschriebenen Konjugationsvorgänge der ciliaten Infusorien von dem der Noctiluca ableiten, sofern man nur die — den Konjugationsakt übrigens nicht berührende — Differenzierung in Haupt und Nebenkern, sowie die der Bildung der Konjugationskerne vorausgehenden Kernteilungen (bezw. die Rückbildung der einst zugehörigen Zellteilungen) als sekundäre Erwerbungen der Ciliaten auffasst. Dem in Konjugation tretenden Noctiluca-Individuum mit seinem Kern entspricht das konjugierende Colpidium-Individuum mit demjenigen Kern, welcher von den vier Enkelkernen des Nebenkerns allein übrig bleibt (vergl. Fig. 15, A und B). Während nun bei Noctiluca die beiden konjugierenden Individuen ihre Sonderexistenz vollkommen aufgeben, um in einer einheitlichen neuen Zelle aufzugehen, aus welcher dann erst durch Teilung wieder zwei Individuen ihre Entstehung nehmen, bewahrt bei der Konjugation der ciliaten Infusorien jeder Paarling einen hohen Grad von Selbständigkeit. Zwar kommt es ja auch hier zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verschmelzung der beiden Protoplasmaleiber, so dass für die Dauer der Konjugation eine gewisse Einheit hergestellt ist, und darauf folgt wieder eine Trennung der beiden Paarlinge, welche der Teilung der Noctiluca-Zygote entspricht. Allein der Vorgang ist abgekürzt: das konjugierende Individuum wird direkt zur Tochterzelle der Zygote, ohne seine morphologische Selbständigkeit in einem einheitlichen Verschmelzungsprodukt verloren zu haben. Durch diese Erscheinung ist nun das scheinbar spezifische Verhalten der Kerne bedingt. Damit eine vollständige Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei Noctiluca bestünde, müsste der Kern des einen Paarlings mit dem des anderen in der Protoplasmabrücke zusammentreten, beide müssten sich mit ihrer Längsachse parallel in der Richtung der Brücke aufstellen und endlich teilen, so, dass jedes aus der Konjugation hervorgehende Individuum von jedem Kern die eine Hälfte erhielte. In Wirklichkeit wird dagegen dieser Effekt in etwas anderer Weise erreicht (Fig. 15, rechts). Es tritt nicht mehr in der Mitte ein konjugierter Kern zusammen, von dem aus jedes aus der Konjugation hervorgehende Individuum seinen Anteil an den beiden konstituierenden Kernen erhält, sondern hier, wo jedes konjugierende Individuum direkt zu dem aus der Konjugation hervorgehenden wird,

behält es — im stationären Kern — gleich den Anteil, der ihm von seinem eigenen Kern zukommt, während es den für den anderen Paarling bestimmten Anteil seines Kerns — als Wanderkern — durch die Konjugationsbrücke hinüberschickt. Das schliessliche Resultat ist genau wie bei Noctiluca und man kann sich alle nötigen Übergangsstadien denken, um den einen Modus Schritt für Schritt aus dem anderen abzuleiten; ja es giebt sogar noch jetzt Konjugationsformen bei den ciliaten Infusorien, welche dadurch, dass der Austausch der Wanderkerne zu einer Zeit beginnt, wo diese mit ihren stationären Kernen noch in Zusammenhang stehen, dem Konjugationsmodus der Noctiluca sehr nahe kommen.

Können wir sonach die verschiedenen Arten der Individuenmischung auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückleiten und zwischen den einfachsten und den kompliziertesten Verhältnissen vermittelnde Übergänge aufstellen, so gehen doch die Extreme weit genug auseinander, um auf Grund einer vergleichenden Betrachtung dessen, was überall gleichartig und dessen, was variabel ist, das Hauptsächliche vom Nebensächlichen unterscheiden zu können.

Das Erste, was uns die Konjugation der Protozoën, wenigstens in ihren niedersten Zuständen, im Vergleich zu der Befruchtung, erkennen lässt, ist dies, dass die Vereinigung zweier cellulärer Individuen, die wir bei den höheren Tieren und Pflanzen nur als *geschlechtliche* Vereinigung kennen, sich zuerst zwischen *völlig gleichwertigen* Zellen vollzieht, dass es einen geschlechtlichen Gegensatz noch nicht gibt. So ist es bei Noctiluca und bei der Kolonie-bildenden Pandorina, so auch im Grunde noch bei den ciliaten Infusorien mit Ausnahme der Vorticellinen. Allerdings sprechen die meisten Autoren bei der Konjugation der Wimperinfusorien von „geschlechtlichen“ Erscheinungen. Es wird der wechselseitige Übertritt des Wanderkerns von dem einen Individuum in das andere mit der Befruchtung der Metazoën, mit dem Eindringen des Spermatozoon ins Ei verglichen und demgemäss der Wanderkern als *männlicher*, der stationäre Kern als *weiblicher* bezeichnet; ja *Maupas* nennt dieselben direkt mit den gleichen Namen, wie die Sexualkerne bei der Befruchtung der Metazoën: pronucleus mâle et femelle (Sperma- und Eikern). Dass eine solche direkte Gleichsetzung ungerechtfertigt ist, glaube ich oben gezeigt zu haben: stationärer Kern des einen Paarlings und Wanderkern des anderen entsprechen nicht dem Ei- und Spermakern, sondern den einen Tochterkern des ersten Furchungskerns. Die Kerne, welche dem Ei- und Spermakern zu vergleichen sind, sind die persistierenden Enkelkerne des Micronucleus, also zwei einander nach Herkunft und Schicksalen völlig gleichwertige Kerne, bei denen von geschlechtlicher

Differenz nicht die Rede sein kann. Nichtsdestoweniger liegt in der Bezeichnung des stationären Kerns als weiblich, des Wanderkerns als männlich eine gewisse Berechtigung, insofern durch die Benennuug „männlich" etwas Bewegliches, Aufsuchendes, durch die Benennung „weiblich" etwas Ruheudes, Abwartendes ausgedrückt werden soll. Der statiouäre Kern und der Wanderkern stehen dann in der That in dem Verhältnis von weiblich und männlich. Allein wenn man auch diese Betrachtungsweise billigt, so darf dabei doch nicht ausser Acht gelasseu werden, dass es sich bei dieser Sexualdifferenz der ciliaten Iufusorien um eine von der geschlechtlichen Differenzierung der Metazoën und Metaphyten wesentlich verschiedene Erscheinung handelt. Bei den letzteren haben wir einen Gegensatz der ganzen kopulierenden Zellen, bei den Wimperinfusorien, wenigstens bei den ursprüuglichen Fällen, sind die kopulierenden Zellen in allen Stücken, auch in den Kernen vollkommen gleichwertig; und erst an der nächsten Kerngeneration tritt jener als sexueller Gegensatz bezeichnete Unterschied auf. Es ergiebt sich also hieraus — und darin stimmen wohl heutzutage alle Autoren übereiu — dass die geschlechtliche Differenzierung etwas durchaus Sekundäres und Nebensächliches ist, nichts anderes als eine je nach Umständen sogar in verschiedener Weise sich äussernde Hilfseinrichtung, welche den Zweck hat, die Vereinigung zweier Kerne von verschiedener Herkunft in einer Zelle in möglichst einfacher, sparsamer und sicherer Weise zu gewährleisten.

Noch in einer zweiten Hinsicht aber sind die Konjugationsverhältnisse der ciliaten Infusorien höchst lehrreich. Sowohl bei der Konjugation von Noctiluca, wie bei der Befruchtung der Metazoën verschmelzen zwei Zellen vollkommen mit einander, und obgleich schon der Bau der Spermatozoën und das Verhalten derselben im Ei (s. o.) sehr energisch dafür spricht, dass der Zweck dieses Vorgangs nur in der Vereinigung der Kerne, nicht aber in der Verbindung und Vermischung der beiden Zellkörper liegt, so ist doch die gegenteilige Meinung, welche auch auf das letztere Moment Gewicht legt, nicht vollkommen widerlegbar. Erst die Konjugation der Wimperinfusorien entscheidet diese Frage, und zwar nach Seiten der ersteren Auffassung. Denn hier tritt ja gar keine dauernde Vereinigung der Zellkörper ein; vielmehr lösen sich dieselben geuau an jener Stelle, an der sie sich verbunden haben, wieder von einander los, uachdem einem jeden zu seinem ihm verbleibenden Kern ein Kern des anderen Paarlings eingeimpft worden ist. Und wenn man auch annehmen wollte, dass in der Konjugationsbrücke ein gewisser Austausch von Protoplasma zwischen den beiden konjugierenden Individuen stattfinden könne, so handelt es sich hier doch um einen so unregulierten und zufälligen Prozess, dass demselben eine Bedeutung nicht beigemesseu werden kann.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

ERGEBNISSE

DER

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON

Karl von Bardeleben, Jena; D. Barfurth, Dorpat; G. Born, Breslau; Th. Boveri, München; J. Disse, Göttingen; C. Eberth, Halle a/S.; W. Flemming, Kiel; August Froriep, Tübingen; C. Golgi, Pavia; F. Hermann, Erlangen; F. Hochstetter, Wien; J. Rückert, München; Ph. Stöhr, Zürich; H. Strahl, Marburg; H. Strasser, Bern.

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL, o. ö. Professor der Anatomie in Göttingen UND **R. BONNET,** o. ö. Professor der Anatomie in Giessen.

I. BAND:

ÜBER DAS JAHR 1891.

MIT ABBILDUNGEN IM TEXTE.

Aus dem Vorwort: Häufig genug wird es schon dem Fachmanne schwer, auf einem Gebiete, welches er nicht selbst bearbeitet, den leitenden Faden festzuhalten, um wie vielmehr muss dies von solchen gelten, welche nicht selbst mitten in der anatomischen Arbeit stehen. Dies ist der Grund, welcher uns veranlasste, die Herausgabe dieser Referate zu unternehmen und wir hoffen bestimmt, dass es mit ihrer Hilfe jedem naturwissenschaftlich gebildeten Manne möglich sein wird, geistig an den Fortschritten anatomischer Forschung mitzuarbeiten und sich einen Einblick in deren Leben und Bewegung zu verschaffen.

Unsere Referate bezwecken, dass grössere Fragen, welche einem gewissen Abschluss entgegengeführt sind, oder bei deren Behandlung wichtige und fundamentale Resultate erzielt wurden, in der Form von möglichst übersichtlichen Essay's besprochen werden.

Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz, Würzburg.